UNIVERSIDAD PRIVADA ANTENOR ORREGO
TRUJILLO - PERU

Arnaldoa

6(1)

Revista del Museo de Historia Natural

Junio, 1999

UNIVERSIDAD PRIVADA "ANTENOR ORREGO"
TRUJILLO - PERU

El Museo de Historia Natural de la Universidad Privada Antenor Orrego de Trujillo tiene la misión de investigar y dar a conocer la diversidad biológica y cultural del Perú, a objeto de preservar e incrementar la vida.

Arnaldoa

6(1)

Revista del Museo de Historia Natural

Junio, 1999

© 1999 - Universidad Antenor Orrego de Trujillo
Derechos Reservados conforme a Ley

Toda correspondencia relativa al Museo de Historia Natural y/o Revista ARNALDOA, debe dirigirse a:

Apartado Nº 1001
Trujillo - Perú

CARATULA: Fotografía de ***Arnaldoa weberbaueri*** (Asteraceae).
Arnaldoa, es un bello género creado por el Dr. Angel Lulio Cabrera (Argentino) en homenaje al botánico peruano Dr. Arnaldo López Miranda. Consta de dos especies endémicas de los valles interandinos del Norte de Perú.

Diseño, Diagramación e Impresión : GRAFICART S.R.L., Bolívar 211 - Of. 201 Telf: 044-260726 - Trujillo-

UNIVERSIDAD PRIVADA ANTENOR ORREGO

Rector : Dr. Luis Gorritti Sánchez
Vicerrector
Académico : Dr. Arnaldo Estrada Cruz
Vicerrector
Administrativo : Dr. José Veneros Chávez

MUSEO DE HISTORIA NATURAL

Director : Dr. Abundio Sagástegui Alva
Conservadora : Blga. Carolina Tellez Alvarado
Auxiliar : Blgo. Mario Zapata Cruz

COMITE EDITOR

Dr. Félix Dávila Gil
Dr. Abundio Sagástegui Alva
Blga. Carolina Tellez Alvarado
Ing. Augusto Vejarano Geldres

EDITORES ESPECIALIZADOS

Dr. Jorge V. Crisci
Museo de La Plata
Paseo del Bosque s/n 1900
La Plata, Argentina
Email:jcrisci@netverk.com.ar

Dr. Michael O.Dillon
The Field Museum
Chicago, IL 60605-2496,U.S.A.
Email:l:mddillon@fmnh.org

CONTENIDO

7 Tipos e isotipos del *Herbario Antenor Orrego (HAO)*

C.TELLEZ A.

19 Biodermas cianobacteriales de *Microcoleus chthonoplastes* Thuret y sus roles ecológicos en el litoral peruano

H. MONTOYA, R. QUESQUEN F, & Y. VILLANUEVA

41 *Verbesina ancashensis* y *V. crassicephala* (Asteraceae: Heliantheae: nuevas especies del Perú

A. SAGASTEGUI & V. QUIPUSCOA

49 *Nasa umbraculifera* (Loasaceae: Laosoideae), una nueva especie de hojas peltadas para el Perú

E. RODRIGUEZ & M. WEIGEND

57 *Wercklea* (Malvaceae)*: Un nuevo registro para el Perú*

H. BELTRAN, P. NUÑEZ & M. CHANCO

61 Una nueva especia de *Telipogon* Kunth (Orchidaceae: Telipogoninae) de Perú

D.E. BENNETT & E.A. CHRISTENSON

65 Dos nuevas especies de *Jaltomata* Chlechtendal (Solanaceae: Solaneae) del Norte de Perú

S. LEIVA & T. MIONE

75 Estudio anatómico de las plantas altoandinas. Adaptaciones morfoanatómicas de *Senecio sublutences* Cuatrecasas

C. TAMARIZ & M. FLORES

Arnaldoa
6(1) 7-18. 1999

Tipos e isotipos del Herbario Antenor Orrego (HAO)

CAROLINA TELLEZ ALVARADO
Museo de Historia Natural
Universidad Privada Antenor Orrego
Casilla 1001
Trujillo-Perú

Resumen

Se ha elaborado el catálogo de los tipos e isotipos del Herbario Antenor Orrego (HAO) que comprende a un género monotípico: ***Caxamarca*** (endémico del Departamento de Cajamarca) y a 57 especies distribuidas en 11 familias, gracias a las exploraciones botánicas realizadas durante los últimos 10 años en los Departamentos de Amazonas, Cuzco, La Libertad, Lambayeque, Piura y San Martín. Se indica la fuente bibliográfica donde han sido publicadas y se adjunta algunas fotografías de tipos e isotipos, en su hábitat natural.

Abstract

A catalogue of types and isotypes from Herbario Antenor Orrego (HAO) have been elaborated. A new endemic monotipic genera: ***Caxamarca*** (from Cajamarca Department), and 56 species included in 11 families have been reported. This is a result of botanic expeditions in the last 10 years in Amazonas, Cuzco, La Libertad, Lambayeque, Piura and San Martín departments. The bibliographic source and some photographies in their natural habitats are included too.

Introducción

Existe un limitado uso y conocimiento de los ejemplares tipo por parte de los taxónomos, a pesar de que estos representan la referencia permanente asociada a los nombres científicos asignados a los seres vivos, por lo que dichos ejemplares son fundamentales para resolver problemas de sistemática y nomenclatura, siendo su consulta importante y obligada .

Desde sus inicios el Herbario Antenor Orrego (HAO) se ha incrementado rápidamente mediante constantes excursiones y mantiene intercambio con otras instituciones nacionales y extranjeras, por lo tanto es necesario dar a conocer el inventario de todos los tipos e isotipos con que cuenta en su acervo, así como también la información detallada de cada uno.

El presente trabajo tiene como objetivo informar sobre las generalidades y caracterís-

ticas de los ejemplares tipo de los diferentes grupos de vegetales representados en nuestras colecciones y que dan a este herbario la importancia científica, despertando interés en su consulta por parte de los monógrafos y sistemáticos en general.

Dichos tipos e isotipos comprenden las familias Amarilidáceas, Asteráceas, Brasicáceas, Fabáceas, Loasaceas, Mirsináceas, Sapindáceas, Sapotáceas, Solanáceas, Simplocáceas y Valerianáceas, en su mayoría especies endémicas, incluyendo comentarios de interés para el estudio taxonómico.

ASTARACEAE

Género:

Caxamarca Dillon & Sagást.

Especies:

Caxamarca sanchezii Dillon & Sagást.

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Cajamarca: alrededores de San Benito. 1200 m, 12 marzo 1994, A. Sagástegui A., S. Leiva & C. Sagástegui, 15185 **TIPO**.

Novon 9(2): 156-161, 1999 (Foto: 1)

Coreopsis cajamarcana Sagást. & Sánchez

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Cajamarca: Pullucana (Baños del Inca - La Encañada), 2700 m, 17 junio 1975, A. Sagástegui A.,J. Cabanillas & O. Dios, 8064. **TIPO, ISOTIPO**.

Bol. Soc. Bot. La Libertad 15(1): 23-26, 1989

Coreopsis dentifolia Sánchez, Sagást. & Crawford

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Cajamarca. Dist. Paccha: Chota 2000 m, 21 julio 1993, I. Sánchez V. 6559. **ISOTIPO**.

Arnaldoa 2(2): 37- 40, 1994

Coreopsis dilloniana Sánchez , Sagást. & Crawford

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Hualgayoc: 5-6 Km sobre Bambamarca, en la ruta a Hualgayoc, 2780 m, 23 abril 1993, M.O. Dillon, I. Sánchez V. & M. Sánchez 6471 **ISOTIPO**.

Arnaldoa 2(2): 40- 42, 1994

Coreopsis ferreyrae Sagást. & Sánchez

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Celendín: Hacienda El Limón (carretera Celendín-Balsas), 2150 m, 5 mayo 1970, A. Sagástegui A., 7416. **TIPO** .

Bol. Soc. Bot. La Libertad 15(1): 26-28, 1989

Coreopsis helleborifolia Sánchez, Sagást. & Crawford

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. San Marcos: entre Chancay y Valle de Condebamba, bajando al valle del mismo nombre, 2590 m, 26 marzo 1994, I. Sanchez V. & M. Sánchez 6923.**ISOTIPO**.

Arnaldoa 2(2): 42- 44, 1994 (Foto 2)

Critoniopsis oblongifolia Sagást. & Dillon

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Contumazá: Bosque Cachil, 2500 m, 31 julio 1995, A. Sagástegui A., M.O. Dillon, S.Leiva & P.Lezama 15798. **TIPO, ISOTIPO**.

Arnaldoa 5(1): 20- 22, 1998

Chuquiraga oblongifolia Sagást. & Sánchez

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. San Miguel: sobre desvío de Tongod, Toropampa, 3320 m, 13 setiembre 1991, I. Sánchez V. & A. Briones 5761. **ISOTIPO**.

Arnaldoa: 1(2): 1- 4, 1991

Dasyphyllum brevispinum Sagást. & Dillon

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Contumazá: desvío Bosque Cachil (Cascas-Contumazá), 2400 m, 30 mayo 1990, A. Sagástegui A., J. Cadle, P. Chuna & R. Veneros 14454. (14277) **TOPOTIPO**.

Brittonia, 37(1): 6- 8, 1985

Gynoxys dilloniana Sagást. & Tellez

PERU. Dpto. Lambayeque. Prov. Ferreñafe. Dist. Incahuasi: Laguna Tembladera-Cerro Negro, 4100 m, 12 setiembre 1985. A. Sagástegui A. D. Skillman, J. Mostacero & L. Ramírez 12835. **TIPO**.

Brittonia 39: (4): 432- 435, 1787

Gynoxys lopezii Dillon & Sagást.

PERU. Dpto. La Libertad. Prov. Pataz: Yaupa, Chagual-Retamas, Carretera a Tayabamba, 2300 m, 24 junio 1974, A. López M. & A. Sagástegui A. 8160. **TIPO**.

Brittonia 40(2): 223- 225, 1988

Trixis montesecoensis Dillon & Sagást.

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Santa Cruz: ca. 3 Km. (por aire) NE de Monteseco, 1800 m, 4 junio 1987, J. Santisteban C. & J. Guevara B. 135 **ISOTIPO**.

Arnaldoa 1 (3): 9-13, 1993

Verbesina albissima Sagást.

PERU. Dpto. Lambayeque. Prov. Lambayeque: Olmos-Beatita de Humay, 600-700 m, 29 agosto 1993, A. Sagástegui A., S. Leiva & P. Lezama 15053. **TIPO.**

Arnaldoa 4 (1): 7-10, 1996

Verbesina ampliatifolia Sagást. & Quipuscoa

PERU. Dpto. San Martín. Prov. Huallanga: La Meseta, 2000-2100 m, 18 de agosto 1997, V. Quipuscoa, I. Schjellerup, M. Samamé & D. Ramírez 1102. **TIPO, ISOTIPO.**

Arnaldoa 5(2): 141-143, 1998

Verbesina aypatensis Sagást. & Quipuscoa

PERU. Dpto. Piura. Prov. Ayabaca: alrededores de monumentos históricos de Aypate, 2800-2880 m, 23 mayo 1996, V. Qipuscoa, A. Niño, J. Rugel & F. Abad, 586. **TIPO. ISOTIPO.**

Arnaldoa 5(2): 143- 146, 1998

Verbesina brunnea Sagást. & Quipuscoa

PERU. Dpto.Cajamarca. Prov. Chota: cerca de Las Palmas, Ca. 24 Km al NE de Chota, 17 abril 1993. I. Sánchez V. & M. Sánchez M. 6343. **ISOTIPO**

Arnaldoa 5(1): 38- 39, 1998

Verbesina capituliparva Sagást.

PERU. Dpto. Cajamarca Prov. Chota, entre Lajas y Cochabamba: margen occidental del río Chotano, 1850 m, 1 noviembre 1991, I. Sánchez V. , A. Sagástegui A. & J. Guevara 5853. **ISOTIPO**.

Arnaldoa 4(1): 10-12, 1996

Verbesina chachapoyensis Sagást. & Quipuscoa

PERU. Dpto. Amazonas. Prov. Chachapoyas, 13 Km abajo de Chachapoyas, ruta a Rodríguez de Mendoza, 2150 m, 26 febrero 1997, I. Sánchez V. & E. Ernshwiller 8783. **ISOTIPO**.

Arnaldoa 5(1): 40- 42, 1998

Verbesina dilloniana Sagást.

PERU. Dpto. La Libertad. Prov. Bolivar: arriba de Longotea 2800 m, 28 agosto 1989 A. Sagástegui A. & I. Sánchez V. 14181. **TIPO, ISOTIPO**.

Arnaldoa 1(1): 1- 3, 1991

Verbesina fuscicaulis Sagást.

PERU. Dpto. La Libertad. Prov. Otuzco. Dist. Salpo, (La Piedra Chunga sobre Chanchacap), 2800 m, 3 junio 1990, S. Leiva & P. Leiva 63. **TIPO, ISOTIPO.**

Arnaldoa 1(1): 3- 6, 1991(Foto 3)

Verbesina huancabambae Sagást. & Quipuscoa

PERU. Dpto. Piura. Prov. Huancabamba: ruta Salalá-Las Huaringas, 2950 m, 8 junio 1997, S. Leiva, N. Sawyer & V. Quipuscoa 2030. **TIPO, ISOTIPO**.

Arnaldoa 5(2): 146- 148, 1998

Verbesina huaranchaliana Sagást.

PERU. Dpto. La Libertad. Prov. Otuzco: Huaranchal; 2700 m, 6 junio 1958, A. López, A. Sagástegui A. & G. Suárez 2633. **TIPO**.

Bol. Soc. Arg. Bot. 20(3- 4): 306- 308, 1982

Foto 1: ***Caxamarca sanchezi*** Dillon & Sagastegui

Foto 2: ***Criptoniopsis longifolia*** Sagastegui & Dillon

Foto 3: ***Verbesina fusciacaulis*** Sagástegui

Foto 4: ***Iochroma edule*** Leiva

Verbesina leivae Sagást. & Quipuscoa

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. San Ignacio: ruta a San Martín-El Chaupe; 1600 m, 25 junio 1997, S. Leiva & N. Sawyer 2060. **TIPO**, **ISOTIPO**.

Arnaldoa 5(1): 42- 44, 1998

Verbesina otuzcensis Sagást. & Quipuscoa

PERU. Dpto. La Libertad. Prov. Otuzco: cerro Chologday, 2640-2660 m, 19 julio 1997, V. Quipuscoa S. , S. Leiva G. & M. Vílchez T.926. **TIPO**, **ISOTIPO**.

Arnaldoa 5(1): 44- 47, 1998

Verbesina perlanata Sagást. & Quipuscoa

PERU. Dpto. La Libertad. Prov. Santiago de Chuco: alrededores de Algallama (ruta Cachicadán-Angasmarca), 3360 m, 2 amyo 1997, S. Leiva 1973. **TIPO**, **ISOTIPO**.

Arnaldoa 5(1): 47- 49, 1998

Verbesina plowmanii Sagást.

PERU. Dpto. Lambayeque. Prov. Lambayeque: carretera de Olmos al Abra de Porculla, Km. 29 al este de Olmos. 1170 m, 13 julio 1986, T. Plowman, A. Sagástegui A., J. Mostacero, F. Mejia & F. Peláez 14307. **ISOTIPO**.

Arnaldoa 1(1): 6-8, 1991

AMARYLLIDACEAE

Eucrosia calendulina Meerow & Sagást.

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Contumazá: entrada al bosque Cachil, 2500 m, 12 noviembre 1994, A. Sagástegui A. & S. Leiva G. 15428. **TIPO**.

Sida 17(4): 761- 764, 1997

BRASSICACEAE

Sisymbrium llatasii Al-Shehbaz

PERU. Dpto. Lambayeque. Prov. Chiclayo: cerro Reque, 580 m, 22 setiembre 1990, S. Llatas Q. 2946. **ISOTIPO**.

Ann. Missouri Bot. Gard. 77(1): 219-222

FABACEAE

Albizia multiflora (Kunth.) var *sagasteguii* Barneby & Grimes

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Contumazá: alrededores de San Benito, 1200 m, 23, octubre 1994, A. Sagástegui A. 15410. **ISOTIPO.**

LOASACEAE

Nasa insignis Weigend & Rodríguez

PERU. Dpto. Cajamrca. Prov. Santa Cruz. Dist. Catache: bosque Monteseco (El Chorro Blanco). 1180 m, 20 de enero 1996, S.Leiva, E. Rodríguez & E. López 1743. **ISOTIPO.**

Arnaldoa 5(2): 154- 157, 1998

Mentzelia heterosepala M. Weigend & E. Rodríguez

PERU. Dpto. Amazonas. Prov. Bagua: camino Bagua Chica-Imacita, El Muyo, margen derecho del río Marañón, 1100 m, 13 julio 1996, E. Rodríguez R. 1298a. **ISOTIPO.**

Arnaldoa 5(1): 51- 56, 1998

MYRSINACEAE

Myrsine microdonta Pipoly

PERU. Dpto. La Libertad. Prov. Santiago de Chuco: Huacás (Cachicadán), 2800 m, 15 junio 1984, A. Sagástegui A. & M. Diestra Q. 11903. **ISOTIPO.**

Novon 2 (4): 392 , 1992

SAPINDACEAE

Urvillea peruviana Ferrucci

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Jaén: alrededores de Pucará-Chamaya, a 117 Km desde Olmos, 950 m, 12 diciembre 1996, Ferrucci, M.S., S. Leiva & M. Zapata 1112.**TIPO**.

Bonplandia 9(3- 4): 237- 240, 1997

SAPOTACEAE

Chrysophyllum edule Sagást. & Dillon

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Contumazá: entrada al Bosque Cachil, 2500 m, 11 octubre 1992, A. Sagástegui A. & S. Leiva G. 14817. **TIPO.**

Arnaldoa 5(1): 67- 76, 1998

Browallia mirabilis Leiva

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. San Ignacio: arriba de San Francisco (cerca de El Chaupe), 1460 m, 5 enero 1995, S. Leiva G., P. Lezama & P. Chuna 1591. **TIPO.**

Arnaldoa 3(2): 13- 17, 1995

Iochroma nitidum Leiva & Quipuscoa

PERU. Dpto. San Martín. Prov. Huallaga: La Tablacha, entre Autén y La Morada, 3000-3400 m, 7 agosto 1997, V. Quipuscoa, M. Samamé, D. Ramírez, G. Barjomovic & B. Skaarup 932. **TIPO**.

Arnaldoa 5(2): 172- 174, 1998

Iochroma edule, Leiva,

PERU. Dpto. La Libertad. (Prov. Otuzco): Distrito Agallpampa, alrededores de José Balta, 2800 m. 30 octubre 1993, Leiva 943. **TIPO, ISOTIPO.**

Arnaldoa 3(1): 41-44.1995

Iochroma schjellerupii Leiva & Quipuscoa

PERU. Dpto. Piura. Prov. Ayabaca: abajo de ruinas de Aypate, 2600 m, 20 setiembre 1996, S. Leiva, V. Quipuscoa & R. Culquicondor 1861. **TIPO**.

Arnaldoa 5(2): 175- 177, 1998

Iochroma stenanthum Leiva, Quipuscoa & Sawyer

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Contumazá: Chiñac-La Pampa (Guzmango), 2300 m, 3 diciembre 1994, A. Sagástegui A., S. Leiva G. & C. Sagástegui 15458. **TIPO.**

Arnaldoa 5(1): 77- 82, 1998

Jaltomata aypatensis Leiva, Mione & Quipuscoa

PERU. Dpto. Piura. Prov. Ayabaca: alrededores de cerro Aypate, 2660 m, 4 junio 1997, S. Leiva, N. Sawyer & V. Quipuscoa 2022. **TIPO**.

Arnaldoa 5(2): 180-183, 1998

Jaltomata bernardelloana Leiva & Mione

PERU. Dpto. La Libertad. Prov. Otuzco, Dist. Salpo (ruta Salpo-Samne) 2780 m, 13 marzo 1995, S. Leiva 1697. **TIPO**.

Arnaldoa 5(2): 183-185, 1998

Jaltomata cajamarca Mione

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Contumazá: alrededores de Guzmango, 2500 m, 9 junio 1990, A. Sagástegui A. 14398. **ISOTIPO.**

Novon 6(3): 280-284, 1996

Jaltomata cuyasensis Leiva, Quipuscoa & Sawyer

PERU. Dpto. Piura. Prov. Ayabaca: montaña Cuyas, 2420 m, 5 junio 1996, V. Quipuscoa S., J. Rugel, M. Jaramillo & R. Yahuana R. 725. **TIPO, ISOTIPO.**

Arnaldoa 5(2): 186-188 , 1998

Jaltomata mionei Leiva & Quipuscoa

PERU. Dpto. La Libertad. Prov. Otuzco, Dist. Salpo (ruta Salpo-Samne), 2680 m, 13 marzo 1995, S. Leiva 1691. **TIPO. ISOTIPO.**

Arnaldoa 5(2): 188-191, 1998

Jaltomata sagasteguii Mione

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Contumazá: alrededores de Guzmango, 2500 m, 9 junio 1990, A. Sagástegui A. 14388. **ISOTIPO**.

Novon 6(3): 280- 284, 1996

Larnax dilloniana Leiva, Quipuscoa & Sawyer

PERU. Dpto. San Martín. Prov. Rioja: arriba del poblado Miraflores (ca. Nueva Cajamarca), 1260-1420 m, 3 noviembre 1996, S. Leiva, M. Dillon, I. Sánchez, V. Quipuscoa & P. Lezama 1919. **TIPO**.

Arnaldoa 5(1): 85-86, 1998

Larnax longipedunculata Leiva, Rodríguez & Campos

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. San Ignacio. Dist. Tabaconas. Caserio La Bermeja: bosque de neblina La Bermeja, 1830 m, 4 enero 1998, S. Leiva, J. Campos & E. Rodríguez 2098. **TIPO, ISOTIPO.**

Arnaldoa 5(2): 194-197, 1998

Larnax lutea Leiva

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Chota: a 1 Km de Poblado Paraguay (ruta Querecoto-La Granja), 2250 m, 7 agosto 1994, S. Leiva G., P. Chuna & J. Cadle 1385. **TIPO.**

Arnaldoa 4(1): 19-21, 1996

Larnax macrocalyx Leiva, Rodríguez & Campos

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. San Ignacio. Dist. Tabaconas, Caserío La Bermeja: camino La Bermeja-Huaquillo, 1700-1940 m, 20 noviembre 1997, E. Rodríguez & R. Cruz 2052. **ISOTIPO.**

Arnaldoa 5(2): 197-200, 1998

Larnax pilosa Leiva, Rodríguez & Campos

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. San Ignacio, Dist. San José de Lourdes: Estrella Cruz del Oriente, 1600 m, 8 enero 1998, S. Leiva, J. Campos & E. Rodríguez 2108. **TIPO, ISOTIPO.**

Arnaldoa 5(2): 200- 203, 1998

Larnax pupurea Leiva,

PERU. Dpto. Cajamrca. Prov. San Ignacio, ruta San Ignacio-El Chaupe, 1510 m, 3 enero 1995, S. Leiva, , P. Lezma, P. Chuna 1560. **TIPO**.

Arnaldoa 4(1): 16- 18, 1996

Larnax sagasteguii Leiva, Quipuscoa & Sawyer

PERU. Dpto. Piura. Prov. Ayabaca: Cerro Aypate, 2800-2880m, 23 mayo 1996, V. Quipuscoa, O. Angulo & R. Yahuana 601. **TIPO**.

Arnaldoa 5(1): 86- 90, 1998

Larnax sawyeriana Leiva, Rodríguez & Campos

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. San Ignacio. Dist. Tabaconas: Caserío La Bermeja , 1830 m, 4 enero 1998, S. Leiva, J. Campos & E. Rodríguez.2097. **TIPO**.

Arnaldoa 5(2): 203- 206, 1998

Larnax vasquezii Leiva, Rodríguez & Campos

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. San Ignacio. Dist. San José de Lourdes: Estrella del Oriente, 1600 m, 8 enero 1998, S. Leiva, J. Campos &

E. Rodríguez 2109. **TIPO, ISOTIPO**.

Arnaldoa 5(2): 206-209, 1998

Physalis quillababensis Medina

PERU. Dpto. Cuzco. Prov. La Convención: entre Quillay y Quillabamba, 1120 m, 19 mayo 1996, D. Medina 314. **ISOTIPO.**

Arnaldoa 5(2): 211-213, 1998

SYMPLOCACEAE

Symplocos incahuasensis Sagást. & Dillon

PERU. Dpto. Lambayeque. Prov. Ferreñafe: Laguna Tembladera-Cerro Negro, Distrito Incahuasi, 3300 m, 12 setiembre 1975, A. Sagástegui A., J. Mostacero, D. Skillman & L. Ramirez 12836. **ISOTIPO.**

Brittonia 41(1): 32-34, 1989

VALERIANACEAE

Valeriana comosa Eriksen

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Contumazá: alrededores del Pozo Kuan, 3900 m.s.m., 1 junio 1990, A. Sagástegui, et al. 14343. **ISOTIPO.**

Nord. J. Bot. 11 (6): 619 , 1991

Literatura citada

Brako L. and L. Zarucchi. 1993. Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Volume 45.

Hernández, R y R. Lira. 1991. Catálogo de Ejemplares Tipo del Herbario Nacional de México (MEXU). I. Criptógamas y Gramíneas. Anales del Instituto de Biología Serie Botánica 61(1): 45-63.

_____. 1996. Catálogo de Ejemplares Tipo del Herbario de México (MEXU). III. Compositae. Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica 67(2): 385-417.

Orsini, G. y D. Velázquez, 1996. Tipos del Herbario Nacional de Venezuela (VEN). II. Labiadas (Lamiaceae). Acta Botánica Venezuélica 119(2): 67-78.

Stauffer, F. y L. P. de Stauffer, 1996. Tipos de Palmas (Araceae) en el Herbario Nacional de Venezuela. Acta Botánica Venezuélica 19(1). 1996. pág. 60-75.

Arnaldoa
6(1) 19 - 40. 1999

Biodermas cianobacteriales de *Microcoleus chthonaplastes* Thuret y sus roles rcológicos en el Litoral Peruano

HAYDEE MONTOYA T.
Museo de Historia Natural «Javier Prado»UNMSM
Laboratorio de Simbiosis Vegetal
Av. Arenales 1256
e-mail: haydeec@mail.cosapidata.com.pe
Lima, Perú.

ROBERTO QUESQUEN F.
Universidad Nacional del Callao
Facultad de Ingeniería Pesquera y Alimentos
e-mail:quesroy@mail.cosapidata.com.pe
Callao, Perú.

YRMA VILLANUEVA C.
Universidad Nacional del Callao
Facultad de Ingeniería Pesquera y Alimentos
e-mail:quesroy@mail.cosapidata.com.pe
Callao, Perú.

Resumen

Las cianobacterias constituyen el principal grupo de plantas procariotas fotosintéticas y son de amplia distribución en la biosfera. Muestreo de comunidades algales en la región costera fueron realizadas en los ecosistemas marinos de playa Sequión y Mendieta en la Reserva Nacional de Paracas, Ica, lagunas costeras de sur a norte: Paraiso, Lima; Casma, Mar Brava, Las Salinas, Ancash; Palo Santo, Tumbes y el estuario de Virrila, Piura. Extensas comunidades cianobacteriales episámnicas, epipélicas y epibénticas, con dominancia de la especie halotolerante y halofílica moderada ***Microcoleus chthonoplastes*** (Oscillatoriaceae), constituyen ecosistemas compactos como los biodermas (matas algales). Estos presentan estratificación laminar con zonación vertical (adaptación cromática), gradiente e interacciones biogeoquímicas (interface sedimento-agua, oxido-reducción) en salinidades de 2-150 o/oo (NaCl), pH 7-9.5 e interrelaciones específicas con cianobacterias filamentosas y diatomeas costeras. Los biodermas de ***M. chthonoplastes*** sobreviven desecación periódica con patrones fenológicos poligonales característicos. La plasticidad fenotípica y ecofisiológica de la especie han permitido la colonización de hábitats inestables llegando a ser pionera en la sucesion primaria de planicies arenosas. La acreción y estabilización del sedimento por la cianobacteria y su diseminación ha favorecido la perennización de los biodermas y consecuentes eventos sucesionales en las costas tropicales del Pacífico Sur.

Abstract

The cyanobacteria are the main photosynthetic prokaryote plants and the most widely distributed in the biosphere. Algal communities sampling in the coastal strip were carried out in the marine ecosystems such as Sequión and Mendieta beaches at the Paracas National Reserve, Ica, coastal lagoons from south to north as follows: Paraiso,Lima; Casma, Mar Brava, Las Salinas, Ancash; Palo Santo,Tumbes and the Virrila estuary, Piura. Episamnic, epipelic and epibenthic extent cianobacterial communities, with the dominance of the halotolerant and moderate halophilic ***Microcoleus chthonoplastes*** formed compact ecosystems such as biodermas (algal mats). They formed laminar stratification with vertical zonation (chromatic adaptation), biogeochemical interactions and gradients (sediment-water interface,oxidation-reduction) with salinities of 2-150 o/oo (NaCl), pH 7-9.5, and specific interrelationships with filamentous cyanobacteria and coastal diatoms. ***M. chthonoplastes*** biodermas survive periodic desiccation with a typical phenological pattern of polygonal areas. Phenotypic and ecophysiological plasticity in the species favor the colonization of instable habitats becoming a pioneer in the primary succession of sandy flats. The accretion and sediment stabilization, and later disemination of this cyanobacterium favor its perennization through successional stages in the tropical coast of the South Pacific.

Introducción

Las algas azul verdes (cianobacterias, cianofitas) constituyen el principal grupo de plantas procariontes fototróficas que son de amplia distribución en la biosfera. Ellas colonizan ambientes notoriamente fluctuantes en forma periódica y hábitats extremos, por lo cual son consideradas como los sobrevivientes más efectivos del mundo viviente con diversos roles ecológicos (Stanier & Cohen-Bazire 1977, Whitton 1987, Sagan & Margulis 1988, Lipscomb 1996). Las cianobacterias poseen una gran diversidad morfológica y en la región intermareal del ecosistema marino son notables por la habilidad de resistir los cambios osmóticos del medio circundante (Whitton 1992, Javor 1989).

Las matas cianobacteriales constituyen comunidades muy antiguas formadas por diferentes poblaciones que presentan zonación. Las cianobacterias, que forman matas superficiales en ambientes acuáticos hipersalinos, están constituídas por especies cocoides y filamentosas siendo el género ***Microcoleus*** Desmazieres importante en los sedimentos de lagunas asociado con otras especies filamentosas como ***Phormidium y Oscillatoria*** (Brock 1976, Erlich & Dor 1985, Whitton 1987, Javor 1989). La presencia de algas azul verdes halofílicas y de otras formas algales en ambientes con salinidades fluctuantes por los ciclos de evaporación y dilución ha impulsado estudios sobre la respuesta cianobacterial al estrés de salinidad.

Los sedimentos fangosos, arenosos y arcillosos en marismas de las costas del mar del Norte ó en la parte marina de los manglares tropicales y subtropicales, están frecuentemente cubiertos de capas gelatinosas cianobacteriales formada por filamentos entrelazados de ***Lyngbya*** y ***Microcoleus chthonoplastes***, especies adaptadas a los sedimentos anóxicos

(Van den Hek et al., 1995). Además, matas cianobacteriales marinas en áreas arenosas de la Península Ibérica, en el Mar Mediterraneo y las matas cercanas a áreas de salmuera, lagunas hipersalinas, geisers, aguas termales,etc., así como las relaciones cianobacteria/bacteria y la sucesión en las matas han sido citadas por Esteve et al.,(1992) y Guerrero et al.,(1993). ***M. chthonoplastes*** es considerada como especie halotolerante habiendo sido reportada para hábitats salinos, pantanos salobres y marismas, formando matas que persisten a través de la secuencia de evaporación total en éstos ecosistemas (Hof & Fremy 1933, Whitton 1990). Halperin (1967) citó el registro de la especie por otros autores para diferentes localidades como Algeria, Tunisia, Francia y Yugoslavia, considerando diversos hábitats continentales y marinos (Puerto Deseado) para la Argentina. Levring (1960) cita la especie para Chile y en el Perú solo ha sido registrada para Lima en las Cascadas de Barranco (Acleto 1974) y en la laguna de Villa (Montoya 1984).

La diversidad cianobacterial es poco conocida en nuestro país no obstante sus diversos roles ecológicos. La colonización, distribución y caracterización de los biodermas cianobacteriales como comunidades singulares, con la presencia de especies versátiles como ***M. chthonoplastes*** de peculiares nichos ecológicos involucra diversas ventajas adaptativas. Los biodermas fueron estudiados en una diversidad de microhábitats (marina,lagunas costeras y estuario) que constituyen marcadores fenotípicos confiables para las diversas poblaciones de ***M. chthonoplastes*** como especie representativa de varios ecosistemas del litoral Peruano.

Material y métodos

Los ecosistemas acuáticos marinos como la Playa Sequión y Mendieta, las lagunas costeras que tipifican determinadas localidades de la zona desértica central y del norte del Perú así como el estuario de Virrila fueron muestreados en forma irregular entre 1983 y 1998. Los ecosistemas estudiados se localizan entre los 3°49' y 14°05' de latitud sur y fueron de sur a norte los siguientes: Playas Sequión y Mendieta en La Reserva Nacional de Paracas (departamento de Ica), laguna Paraíso, Huacho (departamento de Lima), lagunas de Casma en Puerto de Casma, Las Salinas y Mar Brava en Chimbote (departamento de Ancash), estuario de Virrila (departamento de Piura) y laguna Palo Santo (departamento de Tumbes).

El reconocimiento de los diversos hábitats y colección de las comunidades cianobacteriales del fitobentos como las epibénticas, epipélicas y episámnicas con crecimientos visibles, algunas de ellas zonificadas (microestratos) fueron realizadas por remoción del substrato algal. Las muestras frescas fueron llevadas directamente al laboratorio para su observación microscópica. Las submuestras tomadas se mantuvieron frescas en su propio medio para posteriores observaciones y las restantes fueron fijadas y preservadas en formalina al 5%. Registros de temperatura (termómetro de –10°C a 110°C), salinidad (salinómetro A.O. T/C) y pH (varillas indicadoras de 4-7; 7.5-14) fueron realizados simultáneamente con las colecciones algales. La identificación de las especies fueron realizadas mediante consulta bibliográfica especializada (Geitler 1932, Anagnostidis & Komarek 1988).

Resultados

Caracterización del area de estudio

Los datos de los ecosistemas acuáticos evaluados, con el registro de las coordenadas, salinidad, pH, fechas de colección algal y algunos datos de temperatura se presentan en la Tabla 1. En el Perú, el ecosistema marino correspondiente al Pacífico Sur Oriental presenta orillas heterogéneas con zonación vertical y horizontal. El litoral costero presenta áreas rocosas y arenosa-arcillosas como en Playa Mendieta, arenosa-arcillosa- fangosas como en Playa Sequión (aproximadamente a 32 km de la ciudad de Pisco) donde la región intermareal constituye un ambiente dinámico y turbulento con fluctuaciones frecuentes y pozas de marea con un mosaico de microhábitats.

El desierto costero Peruano tiene una notable homogeneidad térmica que resulta en parte por la influencia de la Corriente Peruana de Humbolt. El clima es cálido-templado, con temperaturas medias que oscilan entre 19°C y 23°C, frecuente nubosidad, alta humedad atmosférica durante la mayor parte del año y con precipitaciones tipo «garúas» en el invierno. Entre los ambientes marginales del ecosistema marino localizados en el desierto costero, las lagunas costeras talasohalinas de aguas cloruradas por el anión dominante proveniente del cloruro de sodio son predominantes en ésta región de Sudamérica. Estas lagunas preferentemente en depresiones del terreno calcáreo arenoso constituyen cuerpos de agua superficiales (aproximadamente de 2.5 m de profundidad máxima), con un rango de temperatura anual de 18°C-36°C. Ellas son alimentadas por aguas subterráneas que ascienden por capilaridad hasta la superficie donde al evaporarse dejan sales principalmente de cloruro de sodio y sulfato de calcio (yeso) mezclado con una proporción elevada de arena eólica. Las sales marinas (cíclicas) provenientes de diminutas gotas de agua (aerosoles) producidas por el viento de oeste a este, quedan en la atmósfera al evaporarse el agua. Ellas son acarreadas al terreno costero por las escasas garúas y son importantes por que los nutrientes que contienen (material alóctono) son incorporadas a las lagunas costeras y estuarios. La laguna Las Salinas, localizada aproximadamente a 33 km al sur de la ciudad de Chimbote, tiene un sistema hidrológico con aguas provenientes de la filtración de agua de mar de Playa Salinas localizada aproximadamente a 300 m. La salinidad oscila entre 35 o/oo (sur-este) hasta la saturación (salmuera) en el lado norte, por lo cual la laguna se categoriza como mesohalina (35-50 o/oo) e hipersalina (>50 o/oo) según Hammer et al., (1983). La laguna costera El Paraíso (Playa Chica) localizada a 10 km al sur de la ciudad de Huacho tiene conexión marina y su nivel de agua está influenciado por las mareas de la playa aledaña y por el agua proveniente de las filtraciones de los terrenos de cultivo próximos (Castro et al., 1990) siendo la parte sur de mayor salinidad (hasta 45 o/oo) y la parte norte mas bien de agua dulces a salobres (0.5 o/oo). La laguna costera de Casma se localiza aproximadamente a 500 m del puerto de Casma.

El estuario de Virrila constituye un ecosistema peculiar por representar un ecotono con interacciones de aguas marinas y dulces en la costa norte. Las aguas provenientes del rio Piura hacia el sur van a desembocar en las lagunas Ramón y Ñapique. En épocas de lluvia éstas aguas atraviesan Pampa Las Salinas y alcanzan el estuario de Virrila acarreando flora

microalgal típicamente dulce- acuícola. Las características estuarinas reflejan la influencia marina mediante las mareas que constituyen un regulador físico de los niveles de aguas oscilantes y de las diferencias en salinidades que facilitan la colonización microalgal.

Caracterización biológica de *Microcoleus chthonoplastes* en el Litoral

Biodermas o capas compactas afelpadas cohesivas, aplanadas y estratificadas, con un espesor de hasta 2 mm (Fig.5). Talo algal conformado por fascículos de filamentos agregados mas o menos paralelos. Filamentos de 15 a 48 um de diámetro, rectos, curvados o entrelazados, simples ó ramificados, que originan los fascículos por divisiones consecutivas (cepas de Las Salinas, Paraíso y Sequión) con las últimas ramas conteniendo uno o pocos tricomas. Partes terminales de fascículos abiertos o cerrados con tricomas o filamentos atenuados. Tricomas agregados en densos manojos, compactos ó laxos, algunas veces curvados y ligeramente atenuados. Células cilíndricas constrictas, rectangulares ó cuadradas. Células de 3 a 4 um de diámetro por 2.6 a 9 um de longitud. Protoplasto uniformemente granulado, verde amarillento o verde azulado intenso. Célula apical elongada cónica, no capitada. Estuche común, cilíndrico, mucilaginoso, homogéneo e irregular, grueso y estratificado (cepa de Las Salinas, Mar Brava, estuario de Virrila , Paraíso y Sequión), delgado, tenue o difluente (cepa de Palo Santo y Sequión). Los filamentos con numerosos tricomas y estuche escaso o difluente favorecen la dispersión de tricomas que se deslizan fácilmente. A los pocos días de colección generalmente el estuche colonial se vuelve difluente liberandose los tricomas. Estos tricomas aislados y rodeados de estuche individuales algo difluentes semejan a especies del género ***Lyngbya*** y ***Schizothrix.*** También, las células pueden mantenerse contiguas o pueden sufrir leves constricciones (diferenciación) semejando a individuos de ***Anabaena.***

Los hormogonios son frecuentemente formados por necridios provenientes del deterioro de células vegetativas (Fig.6) y los hormogonios pequeños son agudo-convexos en sus ápices por su rápido deslizamiento (Figs.7,8). Algunos semejan a hormogonios de ***Oscillatoria tenuis*** con célula apical convexa. El oleaje parece favorecer la formación de hormogonios al desintegrarse los filamentos por la fuerza hídrica. Los estuches vacíos de los filamentos que quedan luego de la migración de los hormogonios y de los filamentos íntegros, ligan y unen diversas partículas del sedimento (granos de arena, sales, etc.).Los puntos de colonización de las diferentes cepas estudiadas de ***M. chthonoplastes*** constituyen centros de irradiación de los filamentos que van aglutinando las partículas del suelo consolidando la superficie del litoral. Estas formaciones algales expuestas a desecación forman costras curvadas hacia arriba reconociéndose la acreción de partículas del suelo compactadas por el estuche colonial.

Cepa de Playa Sequión, Ica

En el ecosistema marino costero, la playa Sequión semeja a una ensenada protegida, con extensiones de matas cianobacteriales verdosas, verde parduzcas o verdes negruzcas que colonizan las orillas fangosas arenosas y arcillosas. Comunidades bentónicas superfi-

ciales formando biodermas laminar-estratificados, de textura gelatinosa a coriácea, con ***M. chthonoplastes*** como especie dominante desarrollan sobre los sedimentos fangosos. Los biodermas sumergidos y compactos, de hasta 2 mm de espesor, sobre sustrato fangoso negruzco exhiben adaptación cromática con las capas superiores verde azulado claras y las inferiores verde azulado oscuras (Fig.5). En general, los filamentos entrelazados en diferentes direcciones y superpuestos de ***M. chthonoplastes*** presentan un estuche escaso mucilaginoso por estar protegidos al estar sumergidos reteniendo humedad. Los tricomas al liberarse en forma frecuente semejan a ***Oscillatoria,*** estando asociada con filamentos de ***Phormidium*** (Fig.8). También quedan restos del fitoplancton costero como células vacías de la diatomea ***Paralia,*** como taxa alóctono, atrapadas entre los filamentos cianobacteriales en muestras del sedimento superficial.

En las zonas del intermareal inferior, que se mantuvieron permanentemente sumergidas, las comunidades cianobacteriales dominantes crecieron continuamente en las partes superficiales reconociéndose que las laminaciones originadas durante las oscilaciones periódicas continúan ligando partículas que descienden de la columna de agua dinámica y las partículas en suspensión del sedimento. ***M. chthonoplastes*** y ***O. tenuis*** son los principales componentes de éstas matas cianobacteriales que cubren planicies onduladas (montículos) o irregulares de las orillas así como áreas del sedimento de la parte superior de la zona intermareal continuamente expuestas a oleaje. También algunas orillas desarrollaron extensas comunidades superficiales dominadas por diatomeas episámnicas como ***Pleurosigma*** y detritus, al igual que los montículos del intermareal. En baja marea, las orillas expuestas del intermareal superior con aspecto de montículos humedecidos exhiben coloración pardo dorado por la película delgada sobre el substrato arenoso o sobre matas inferiores delgadas azul verdosas de ***M. chthonoplastes*** que consolida el substrato arenoso facilitando el deslizamiento de diatomeas en busca de luz y nutrientes. De esta forma, en baja marea los filamentos de ***M. chthonoplastes*** con escaso estuche y filamentos libres, así como los de ***Spirulina major***, ***O. tenuis*** y ***Phormidium sp.*** sirven de base para la colonización del estrato superior de la comunidad sumergida con diatomeas como ***Navicula, Cylindrotheca*** y ***Paralia*** (Fig.4).

Grietas superficiales como las que se presentan en las orillas de la planicie costera del intertidal superior en Sequión originan canales de continuo ingreso (drenaje) de agua marina por las mareas. En los canales (salinidad de 36 o/oo y pH de 7-7,5) se reconoció durante la emersión de las matas, la estratificación laminar de los biodermas cuando son seccionados verticalmente por el oleaje (Fig.2). En las matas con ***O. tenuis*** y ***M. chthonoplastes***, ésta última especie con filamentos rodeados de estuche (matriz coloidal) preserva las matas expuestas en las paredes de los canales (Fig.3), siendo los filamentos mas internos de las matas, compactos, gruesos y con escaso estuche por estar humedecidos en forma intermitente. Estas matas están expuestas a inundaciones periódicas de las mareas que acarrean material alóctono en suspensión seguida con la deposición de arena después de cada inundación. Este material llega a cubrir las matas de las paredes de los canales, creando una presión selectiva por la iluminación e induciendo el cambio de posición de los filamentos por deslizamiento en las capas superficiales (fototropismo). Sobre éstos biodermas cianobacteriales

que evitan la erosion de las paredes de los canales crecen algas verdes como matas compactas filamentosas de ***Vaucheria*** y foliosas de ***Ulva*** asociados con invertebrados como ciliados.

En la zona supramareal, con condiciones extremas e inestables, los biodermas cianobacteriales como mantos de filamentos coloniales verde amarillentos o verde azulados quedan expuestos al aire, desecándose y tomandose negruzcos, proporcionando aspecto de montículos oscuros. Esta fenología cianobacterial contrasta con las azul verdosas esporadicamente humedecidas durante el día como las adyacentes a las pozas de marea o paredes de canales con flujo marino continuo. Los biodermas expuestos a evaporación y desecación concentraron las sales disueltas hasta la saturación en su superficie, adquiriendo aspecto blanquesino por la precipitación de sales marinas que forman costras sobre las matas (Fig.1). Estas costras salinas evitan la pérdida de agua ó la disminuyen al aislar la mata cianobacterial del aire seco. En el supramareal, sobre algunos de los biodermas superficiales crustáceos, secos y negruzcos de ***M. chthonoplastes*** desarrollan talos coloniales de ***Pleurocapsa***, negruzcos o pardo oscuros, rugosos y crustáceos, que coexisten expuestos a estrés termal e hídrico constituyendo comunidades terrestres periódicas con distribución en parches. Al remojar una porción de los biodermas de ***M. chthonoplastes***, los talos desecados negruzcos se hinchan virando a azul verdosos intensos mientras que los talos de ***Pleurocapsa*** sobre el bioderma exhiben coloración pardo amarillenta.

En condiciones de extrema desecación, las grietas del terreno arenoso favorecen la deshidratación de sus estratos inferiores e inducen grietas en los biodermas. El desprendimiento de los biodermas mixtos, de aspecto irregular es facilitado por la fuerza del oleaje (alta marea) y posteriormente el viento estimula su dispersión originando alteraciones naturales en las capas biodermales que expone el terreno desnudo (Fig.1). La mayoría de filamentos de ***M. chthonoplastes*** en éstas comunidades se presentan con estuche copioso, estratificado y con partículas adheridas. Un ejemplo de hábitat ocasional se presentó con los filamentos delgados de ***Lyngbya* sp.** que colonizan los talos con estuche de ***M. chthonoplastes*** llegando a invadirlos al proliferar por hormogonios que le van reduciendo la luz incidente. La disposición enrrollada y espiralada de filamentos de ***Lyngbya sp.*** alrededor de ***M. chthonoplastes*** semeja a la existencia de finos talos estranguladores.

Los biodermas superficiales en substrato fangoso de las orillas eutróficas también son favorecidas por el enriquecimiento orgánico proporcionado por aves que llegan a reposar y anidar en playa Sequión. Las comunidades cianobacteriales de las orillas e islotes adyacentes desaparecen temporalmente con las altas mareas que disuelven las deposiciones de materia orgánica enriqueciendo los ambientes circundantes. La zonación vertical de las comunidades bentónicas, con las capas superiores formando matas compactas de ***M. chthonoplastes*** son el resultado de poblaciones masivas de ésta cianobacteria entrelazadas con especies de ***Oscillatoria***, ***Lyngbya*** , diatomeas y bacterias interdependientes que florecen en aguas someras y salinas. Los filamentos de ***M. chthonoplastes*** se propagan por hormogonios que se deslizan hacia las capas superiores de las matas creando condiciones óxicas. En éstos hábitats, las capas inferiores negruzcas de las matas son mas bien anóxicas habitadas principalmente por comunidades bacteriales que liberan sustancias sulfurosas (sulfato reductores).

En condiciones de baja marea, la exposición de las comunidades cianobacteriales sobre el sedimento fangoso facilita la desecación periódica de los biodermas produciendose grietas y fragmentación en piezas poligonales causando que los bordes de las matas desecadas se curven hacia arriba. De esta forma, la zonación horizontal de las comunidades proporciona el aspecto de mosaico (retículo) a la planicie fangosa. Estas matas desecadas y curvadas constituyen hábitats ocasionales cuando semejan a pozas de marea temporales reteniendo mayor tiempo el agua marina que las alcanza durante la marea alta. Cuando la planicie costera es humedecida intermitentemente con las mareas altas, las matas algales deshidratadas y poligonales con los talos sobrevivientes intactos pueden reactivarse reasumiendo su crecimiento y ligando cualquier partícula orgánica y de arena suspendida que cae en la superficie de la mata. El proceso de colonización cianobacterial con crecimiento intermitente debido a fluctuaciones en el nivel de marea continua por años perennizando la especie dominante ***M. chthonoplastes***.

En determinadas áreas, los biodermas irregulares alternan con pozas de marea, algunas de las cuales son permanentes. Estas pozas están localizadas en las depresiones del terreno así como las formadas por desprendimiento de capas superficiales de las matas por las mareas. En las pozas de mareas, comunidades algales sumergidas llegan a constituir natas grumosas gelatinosas, pardo doradas de ***Navicula sp.*** como especie dominante, con liberación de abundante burbujas de oxígeno a media mañana (10 am) en primavera (octubre 10,98) y coexistiendo con matas cianobacteriales de estratos inferiores que le proporciona un fondo verdoso a la poza de marea. Las matas estuvieron formados por ***Spirulina subsalsa***, ***S. major***, ***O. tenuis*** (frecuentes hormogonios) y ***M. chthonoplastes.*** Esta última especie, con estuche colonial definido y tricomas aislados con estuche individual, en salinidades de 40-44 o/oo y pH 8-9.5 en primavera (octubre 10,98) estuvo asociada con diatomeas como ***Paralia***, ciliados y nematodes. Las pozas continuamente tienen fluctuaciones de salinidad (36-55 o/oo) llegando ésta a incrementarse por evaporación o disminuir por las altas mareas.

Alteraciones naturales en las comunidades intermareales crean hábitats ocasionales. Estos se producen cuando la fuerza del oleaje desprende las matas superficiales laminar estratificadas arrojándolas hacia el supramareal donde algunas pueden alcanzar las pozas de marea y continuar su crecimiento. Las capas inferiores de los biodermas recientemente desprendidos son azul verde intensas y puede reconocerse la colonización algal diferencial comparadas con las capas superiores del bioderma expuesto (verde pálido). Sin embargo, cuando las matas desprendidas quedan plegadas, la exposición súbita de los filamentos inferiores de la mata favorece la foto-oxidación de sus pigmentos fotosintéticos virando a anaranjados, mientras que en las partes internas protegidas al ser desplegadas exhiben intensa coloración azul verdosa evidenciando adaptaciones como algas esciofitas.

Cepa de Playa Mendieta, Ica

Biodermas cianobacteriales como natas azul verde parduzcas, sumergidas sobre plataforma rocosa con sustrato arcilloso lodoso aledaño a canal del supralitoral estuvieron ex-

puestas a la acción del oleaje y mareas. La comunidad estuvo dominada por ***Calothrix crustacea*** y ***Oscillatoria sp.*** siendo ***M. chthonoplastes*** especie subdominante en invierno (julio 17,93).

Cepa de Laguna Paraíso, Lima

Los biodermas superficiales como mantos cianobacteriales verde azulados, verde oscuros o amarillentos tapizan el bentos de la laguna proporcionando el aspecto de un mosaico irregular. Estas comunidades tienen en su estructura, filamentos agregados por denso mucílago colonial de ***M. chthonoplastes*** que desarrollaron a aproximadamente de 20 a 30 cm de profundidad, salinidad de 20 o/oo y pH 9-9,5 en invierno (setiembre 11, 94) (Fig.11). ***M. chthonoplastes*** se presentó asociada con ***Enteromorpha sp.*** y ***Lyngbya sp.*** Interrelaciones con otros organismos como el molusco ***Sinum cymba*** (Naticidae) que a su vez constituye substrato de adhesión para la colonización epizoica de ***Enteromorpha sp.*** reflejaron las integración de comunidades bióticas sobre sustrato calcáreo-arenoso consolidado por ***M. chthonoplastes.*** Sin embargo, comunidades dominantes con ***Chroococcus turgidus*** y diatomeas estuvieron asociadas con escasos filamentos de ***M. chthonoplastes*** en salinidades de 35 - 45 o/oo y pH 7 en primavera (setiembre 23, 88).

En aguas transparentes y a profundidades mayores (aproximadamente 1m), comunidades bentónicas extensas de ***M. chthonoplastes*** se presentaron formando biodermas verde azulados oscuros, constituídos por agregados de fascículos unidos por denso mucílago (Figs.9,10,12). La presencia de filamentos aislados es frecuente en los extremos de los fascículos donde el estuche es mas bien difluente. Los frecuentes hormogonios formaron tricomas aislados rodeados de mucílago. Los densos fascículos ramificados estuvieron asociados con partículas detritales adheridas al estuche junto con otros microorganismos (bacterias) y ocasionalmente se presentaron algas epífitas como las formas coloniales mucilaginosas de ***Pleurocapsa*** (Fig.9). Alrededor de los filamentos complejos con denso estuche de ***M.chthonoplastes*** se observaron filamentos delgados de ***Lyngbya sp.*** como talos estranguladores (Fig.12). Estas comunidades desarrollaron en salinidades de 24-30 o/oo y pH 9 en otoño (mayo 25, 97).

La consolidación del substrato arenoso por ***M. chthonoplastes*** favoreció la colonización de la macrófita ***Potamogeton.*** La asociación ***M. chthonoplastes - Potamogeton*** produce una formación semejante a una pradera subacuática heterogénea coexistiendo en menor proporción con ***S.subsalsa***, ***Johannenbaptistia pellucida***, ***Johannenbaptistia sp.***, ***Gomphosphaeria aponina***, ***C. turgidus*** *y* ***Pleurocapsa*** junto con fitoflagelados como ***Exuviaella cassubica, Cryptomonas sp.*** *y* ***Tetraselmis sp.*** Sin embargo, determinadas áreas bentónicas (praderas) más expuestas al oleaje y a los cambios en marea presentaron una incipiente colonización cianobacterial. Los biodermas al ser desprendidos originan áreas erosionadas que explican la distribución en parches de ***M. chthonoplastes.*** El mosaico cianobacterial alterna con comunidades sumergidas grumoso-pulverulentas, pardos claras constituídas por ***G. aponina***, ***J. pellucida***, ***Pleurocapsa*** y fitoflagelados.

Cepa de Laguna Las Salinas, Ancash

Las comunidades bentónicas de ***M. chthonoplastes*** forman matas algales estratificadas, gelatinosas, azul verdes oscuras ó verde amarillentas, que tapizan el substrato de fondo arenoso y fangoso en orillas de laguna y en charcas aledañas con un rango de salinidad de 52-80 o/oo y pH 8-9 en otoño (mayo 2, 93; junio 16, 95). La colonización de ***M. chthonoplastes*** es favorecida por hábitats salinos sujetos a intermitente inundación y desecación como las orillas de la laguna donde se forman pozas salinas de desierto. De esta forma, la especie tolera altas concentraciones de sales, permaneciendo viables los tricomas por cuanto se mantienen perennes en estaciones sucesivas y asociados principalmente con ***P. entophysaloides***, ***Aphanothece halophytica***, ***Oscillatoria sp.*** y diatomeas. Esta cepa también tiende a formar filamentos aislados semejando a formas de ***Lyngbya*** *y* ***Anabaena*** y en orillas de la laguna de 52 o/oo de salinidad se reconocieron tricomas con vainas individuales dentro del estuche colonial de ***M. chthonoplastes*** en otoño (junio 16,95). También estuvieron presentes los filamentos epipélicos de ***M. chthonoplastes*** coexistiendo con ***Pleurocapsa sp.*** y altas concentraciones de ***Artemia sp.*** en salinidades de 75 o/oo y pH 9 en otoño (mayo 2, 93). Esta última muestra cianobacterial fue mantenida por tres años como cultivo natural estacionario (temperatura de laboratorio de 17-31°C) demostrando la resistencia de la cepa y reconociendose filamentos complejos con tricomas rodeados de estuche individual en su interior semejando a fascículos de filamentos de ***Lyngbya*** rodeados de estuche común. Además, tricomas liberados y aislados, rodeados de estuche como ***Lyngbya sp.*** que se independizaron de ***M. chthonoplastes*** (mayo 4, 96). Otras muestras de biodermas con ***M. chthonoplastes*** en salinidades de 65-70 o/oo y pH 8-8.5 colectadas en otoño (mayo 2, 93) y asociadas con ***Pleurocapsa sp.***, ***A. halophytica*** y ***Oscillatoria sp.*** se mantuvieron por tres años en su propio medio en condiciones de laboratorio como cultivo natural estacionario, incrementaron su salinidad por evaporación y experimentaron cambios en su estructura con predominancia de ***S. subsalsa*** asociada con ***Pleurocapsa sp.*** *y* ***Oscillatoria sp.*** en otoño (mayo 4,96).

Las diversas comunidades de ***M. chthonoplastes*** asi como sus especies asociadas colonizaron el terreno arenoso fangoso con materia orgánica en descomposición aledaña a la vegetación halófila constituída por ***Salicornia fruticosa*** (Chenopodiaceae), ***Batis maritima*** (Batidaceae) y ***Distichlis spicata*** (Poaceae) típica de los Gramadales de la costa Peruana.

Cepa de Mar Brava, Ancash

Comunidades bentónicas de ***M. chthonoplastes*** con estuche definido o difluente y de contorno ondulado e irregular fueron colectadas en salinidades de 90-135 o/oo y pH 8-9.5 en primavera (octubre 29,92) y otoño (mayo 2,93). En las orillas de mas bajas salinidades estuvo asociada con detritus y bacterias sulfurosas mientras que en las mas altas salinidades forma biodermas azul verdes por debajo de costras superficiales pardo claras de ***Pleurocapsa entophysaloides*** asociada con ***S. major*** *y* ***Anabaena sp.*** Comunidades flotantes de ***Enteromorpha sp.*** fueron frecuentes sobre los biodermas creandole condiciones de sombreado a las que son tolerantes.

Cepa de Laguna de Casma, Ancash

Biodermas de ***M. chthonoplastes*** en salinidades de 135 o/oo estuvieron asociados principalmente con ***Lyngbya martensiana*** en primavera (noviembre 21,95). Parte de éstos biodermas se distribuyeron por debajo de comunidades flotantes que forman copos o flóculos gelatinosos parduzcos constituídos por ***L. martensiana, Enteromorpha sp., Anabaena sp.*** y diatomeas como ***Cylindrotheca, Amphora y Navicula.***

Cepa de Laguna Palo Santo, Tumbes

M. chthonoplastes forma biodermas verde azulados oscuros, sumergidos en pozas de 100 o/oo de salinidad, en verano (marzo 2,93). La especie con frecuentes tricomas liberados en sus extremos estuvo asociada con películas verdosas superficiales constituídas por ***Phormidium sp.***, ***Tetraselmis sp.*** y partículas de materia orgánica como agregados de detritus. Natas azul verde parduzcas sumergidas en poza de orilla arenosa-fangosa, con filamentos aislados de ***M. chthonoplastes*** estuvieron asociadas con ***A. halophytica*** y ***S. subsalsa*** en otoño (abril 1,94).

Cepa del Estuario de Virrila, Piura

Biodermas extensos superficiales y sumergidos sobre substrato fangoso- arenoso formado por talos dominantes de ***M. chthonoplastes***, costroso verdosos dispuestos en capas laminares. Estas comunidades bentónicas estuvieron expuestas a fluctuaciones temporales y espaciales del nivel de agua característico de los estuarios con aguas salobres (2-3 o/oo) durante la mañana y aguas marinas en las tardes. Las microalgas asociadas como ***Pediastrum boryanum*** y ***Cosmarium laeve*** tipicamente planctónicas sedimentaron sobre los biodermas en las fases finales de su ciclo, además de ***Lyngbya sp.*** (cepa delgada) en otoño (abril 2,94) Las matas cianobacteriales, que aglomeran partículas del suelo evitando la erosión constante producida por las fluctuaciones de las altas y bajas mareas en el estuario, presentaron perforaciones redondeadas de diferentes diámetros producidas por poblaciones de cangrejos. Además, la vegetación halófila formada por ***S. fruticosa*** y ***B. maritima*** estuvo próxima a los biodermas en el terreno fangoso con materia orgánica adicionada por las aves marinas que frecuentemente anidan y reposan en las orillas del estuario.

Discusión y conclusiones

La diversidad de matas algales se evidencia por sus diferentes estructuras y composición florística. Los biodermas cianobacteriales del litoral Peruano con dominancia de especies filamentosas como ***M. chthonoplastes*** son similares a los reportados para otras áreas costeras marinas, lagunas tropicales y pozas salinas temporales de las costas tropicales y subtropicales. Van den Hoek et al.,(1995) reportaron que ***M. chthonoplastes*** y ***Lyngbya aestuarii*** son los principales componentes de las diferentes matas cianobacteriales que cubren planicies arenosas marinas mientras Guerrero et al., (1993) establecieron que durante

la sucesión de las matas cianobacteriales, ***Lyngbya*** domina en las matas jóvenes y en las mas expuestas a desecación frecuente, siendo ***Microcoleus*** un colonizador secundario. Sin embargo, las relaciones hídricas alternantes (emergencia y submergencia) favorecen el desarrollo de ***Microcoleus***. Dentro de los tipos de matas(5) que ellos consideran para el delta Ebro en el mar Mediterraneo, el IV tipo es una transición ***Lyngbya/Microcoleus*** que coexiste en proporciones similares, mientras que el V tipo de mata corresponde a la dominada por ***Microcoleus*** en áreas de condiciones estables en concordancia con lo estipulado por Jorgesen et al.,(1986) de que las matas bien establecidas tienden a ser dominadas por ***Microcoleus***. Krumbein et al.,(1977) reconoció 4 tipos de matas para el Lago Solar, Sinai, citando a ***Microcoleus*** entre otras filamentosas en matas finamente laminares, compactas y flexibles, como franjas aplanadas superficiales alrededor del lago. Erlich & Dor (1985) consideraron 3 tipos de matas para el Gavish Sabka (ambiente hipersalino) siendo las matas gruesas, de estructura estratificada compacta, con dos especies dominantes florecientes en un rango amplio de salinidad como ***M. chthonoplastes*** (50-180 o/oo) y ***Schizothrix arenaria*** (50 –330 o/oo). Stal et al., (1985) sugirieron que durante el desarrollo de las matas cianobacteriales marinas la presencia de ***Lyngbya, Spirulina*** y ***Oscillatoria*** tipifica matas jóvenes que preparan la superficie para colonizaciónes posteriores. Algunas comunidades del intermareal superior de playa Sequión, donde la colonización cianobacterial es aun incipiente con dominancia de ***Oscillatoria, Phormidium*** y en menor proporción ***M. chthonoplastes***, se presentaron recubiertas por comunidades de diatomeas con ***Nitzschia, Navicula*** y ***Pleurosigma*** entre restos de ***Paralia*** que puede explicarse por la mayor tasa de crecimiento que poseen en comparación con las cianobacterias. Si bien, los biodermas extensos de ***M. chthonoplastes*** en la planicie arenosa de Sequión están expuestos a las mareas, el área colonizada es bastante estable, considerando que las primeras colecciones fueron hechas en 1983 y a través de los años venideros han continuado su desarrollo manteniendose perennes como estromatolitos (fósiles vivientes). Las comunidades biodermales modernas evaluadas pueden servir de modelo para comprender la formación de las matas algales ancestrales en nuestro litoral.

Poblaciones oscilantes de ***Lyngbya*** y ***Microcoleus,*** que formaron matas negruzcas, de 1.5 cm de espesor, se presentaron aledañas a poblaciones halófilas de ***Salicornia*** en las planicies arenosas húmedas de la Península Ibérica. También comunidades de cianobacterias con dominancia de ***Oscillatoria*** y ***Phormidium*** de las Salinas de Trinitat en la Península Ibérica, estuvieron cercanas a poblaciones de ***Salicornia*** (Guerrero et al.,1993). Similares poblaciones mixtas de cianobacterias, con dominancia de ***M. chthonoplastes*** en las orillas de la laguna Las Salinas, Chimbote y el estuario de Virrila estuvieron aledañas a las halófilas ***S. fruticosa*** y ***B. maritima*** creando un paisaje peculiar. Wainwright (1981) realizó la detección de actividad enzimática en zonas intermareales fangosas y suelos salinos como en la rizosfera de ***Salicornia*** revelando su importancia por la participación en los ciclos biogeoquímicos haciendo disponibles nutrientes para la colonización vegetal en el litoral costero.

Ecosistemas peculiares con altas fluctuaciones como las pozas hipersalinas de Yallahs, al sur de Jamaica, originadas por la filtración de agua marina (Mar Caribe) y salinidades

bajas (31.6 o/oo) desarrollan comunidades algales litorales como matas firmes de consistencia gelatinosa o coriácea dominadas por ***M. chthonoplastes***, ***Entophysalis major*** y ***Lyngbya aestuarii*** (Golubic 1980). La cepa de ***M. chthonoplastes*** de marismas en Iraq creció con concentraciones de 0.1. M NaCl (5.8 o/oo) pero no a 0.5 M (29.2 o/oo) según Al-Mousavi & Whitton (1983) mientras que en estanques de sal y fondo de marismas se presentó con precipitados de halita (Golubic 1973). En la parte central de pozas hipersalinas del Sinai, POTTS (1980) halló formas filamentosas dominantes con la presencia de ***Oscillatoria*** y ***Microcoleus.*** Además, los cultivos de ***M. chthonoplastes*** con un óptimo de 20 a 25 o/oo de NaCl demostraron que determinadas cepas no crecen con trazas de cloruro de sodio requiriendo mayores concentraciones para su crecimiento (Van Baalen1962). De acuerdo al sistema establecido por Brown (1976), ***M. chthonoplastes*** es una especie halofílica moderada con un óptimo de salinidad (1 M NaCl) para su crecimiento y una tolerancia hasta 4M NaCl. Las halofílicas verdaderas tienen un óptimo mayor para el crecimiento, con un mínimo de 1.5-2 M NaCl, creciendo en soluciones salinas saturadas.

Las diversas comunidades de ***M. chthonoplastes*** de hábitats costeros demostraron plasticidad ecofisiológica por su capacidad eurihalina en salinidades fluctuantes con un rango amplio de tolerancia. Las mas bajas correspondieron al estuario de Virrila (2-35 o/oo) incrementandose gradualmente en Paraiso (20-45 o/oo), Sequión (36-55 o/oo), Mendieta (75 o/oo) y Las Salinas (52-80 o/oo), alcanzando los valores mas altos en Mar Brava (90-135 o/oo), Palo Santo (100-150 o/oo) y Casma (135 o/oo) que avalaron la naturaleza halofílica de ***M. chthonoplastes***.

La adaptación de ***M. chthonoplastes*** a una gradiente de salinidades fue demostrada por la transferencia y posterior crecimiento de la especie en medios de cultivo dulce o marinos por Drouet (1964). El alto grado de plasticidad fenotípica adaptativa en ésta especie cosmopolita indicó que la descripción clásica corresponde a un determinado ecofeno (variacion intraespecifica). La descripción específica basada en las diversas fases de crecimiento consideró 15 especies de cianofitas filamentosas como sinónimos de ***M. chthonoplastes*** (Drouet 1964). Así, la caracterización de las formas ecológicas de crecimiento o ecofenos hallados en diferentes regiones, con diferencias en el diámetro de los tricomas se atribuye a diferencias en el suministro de agua y el potencial osmótico durante la elongación celular. Posteriormente, ***M. chthonoplastes*** fue considerada como ***Schizothrix arenaria*** por Drouet (1968) y Rippka et al.,(1979) incluyeron el género ***Microcoleus*** dentro del grupo LPP, denominado así por que muchas cepas incluidas en la sección III (filamentos de cianobacterias no heterocistadas que se dividen en un solo plano) tienen semejanza con los géneros ***Lyngbya, Phormidium*** y ***Plectonema.***

Variaciones morfológicas en los cultivos de ***M. chthonoplastes*** presentaron uno o dos tricomas dentro del estuche o tricomas liberandose del estuche originando estados formidioides (Whitton 1990, Halperin 1969). También Fjerdingstad (1968) reportó tricomas individuales de ***Phormidium franqueti*** Bourr. dentro del estuche como formas de crecimiento de ***M. chthonoplastes*** y Javor (1989) reconoció en ***M. chthonoplastes*** el estuche que rodea a los filamentos aunque tricomas individuales deslizados fuera del estuche pu-

dieron ser confundidos como ***Oscillatoria y Schizothrix.*** La intergradación de formas en ***M. chthonoplastes*** con tricomas similares a ***Oscillatoria, Schizothrix, Lyngbya, Anabaena*** (filamentos vegetativos no diferenciados) nos proporciona pautas sobre la filogenia de las cianobacterias. En las formas de crecimiento, los tricomas con estuches individuales dentro del estuche colonial de ***M.chthonoplastes,*** fueron semejantes a ***Schizothrix californica*** y especies de ***Lyngbya***. La presencia de formas similares a ***Lynbgya*** con incremento gradual de mucílago y la proliferación en su interior con formación de hormogonios proporciona evidencia para la evolución de ***Microcoleus*** a partir de ***Lyngbya.***

Las estrategias de sobrevivencia cianobacterial que han desarrollado las especies en condiciones adversas para su crecimiento, esta relacionada con el considerable rango de diversidad morfológica. La mayoría de las cianobacterias tienen estructuras extracelulares mucilaginosas como el estuche particularmente bien desarrolladas en muchas de las formas que sobreviven periodos regulares de desecación en la naturaleza. Similarmente a ***Nostoc commune***, donde la colonia gelatinosa se seca íntegramente, el talo vegetativo de ***M. chthonoplastes*** persiste luego de ser desecado naturalmente demostrando la sobrevivencia del talo seco. Este fenómeno es debido a la función de protección del estuche en comunidades del inter y supramareal que son intermitentemente humedecidas en la naturaleza como en las playas de Sequión, Mendieta y estuario de Virrila. La presencia de ***M. chthonoplastes*** en las diferentes estaciones del año en el litoral peruano nos da evidencia del rango de tolerancia a diferentes condiciones climáticas e hídricas que han permitido su colonización. Las fluctuaciones de salinidad por el descenso en el nivel del agua son notoriamente marcadas en la estación de verano cuando los talos quedan expuestos a desecación cubiertos con partículas de sal. Sin embargo, la resistencia y sobrevivencia que permite su recolonización en condiciones húmedas y sumergidas a partir de tricomas en estado latente protegidos por el estuche, hace posible la perennización de ésta especie. La persistencia del talo es avalada por la viabilidad de muestras de Las Salinas mantenidas por tres años en su propio medio en el laboratorio.

M. chthonoplastes esta adaptada a colonizar las superficies de sedimentos anaeróbicos ricos en sulfuros y según Wit & Van Gemerden (1987,1989) ésta especie dominante en matas cianobacteriales en zonas intermareales marinas arenosas anóxicas es capaz de usar el H_2S como donador de electrones que lo oxida a tiosulfato ($S_2O_3^=$). De esta forma ,el cambio de fotosíntesis aeróbica a una de las variantes de la fotosíntesis anaeróbica se presenta cuando las condiciones son anaeróbicas y las concentraciones de sulfuros se incrementan. A la cepa de ***Microcoleus*** del lago Solar en la Península del Sinai también se le atribuye la capacidad de fotosíntesis anaeróbica (Cohen 1984). Por consiguiente, limitaciones en las condiciones naturales como los sedimentos anaeróbicos ricos en sulfuros pueden haber ejercido presiones selectivas durante la evolución y colonización superficial de éstos hábitats peculiares por poblaciones de ***M. chthonoplastes*** que dominaron grandes áreas en la playa de Sequión, laguna Paraíso y estuario de Virrila. Además, de las diferentes poblaciones evaluadas, la de Sequión estuvo mas expuesta a condiciones reductoras por la cantidad de desechos orgánicos avícolas que acarrearon descomposición de materia orgánica. ***M. chthonoplastes*** puede ser considerada como indicadora de hábitats contaminados con

materia orgánica condición excluyente para otras especies como ***C. crustacea*** que se encuentra bien distribuida en otras areas del litoral peruano.

Investigaciones "in situ" de matas de ***Microcoleus*** demostraron la capacidad de fijar nitrógeno en tricomas aislados o en fascículos de la cepa axénica de ***M. chthonoplastes*** por actividad de la nitrogenasa (Pott & Whitton 1977, Pearson et al., 1979). Esta especie aheterocistada junto con ***L. aestuarii*** han superado el problema de la sensibilidad óxica de la nitrogenasa separando temporalmente los procesos de fijación de nitrógeno y fotosíntesis aeróbica que contribuyeron a la eutroficación de los hábitats colonizados. Esta capacidad diazotrófica de las cepas de ***M. chthonoplastes*** aunada al suministro temporal de nutrientes especialmente en comunidades del supralitoral. podría explicar la fertilidad del suelo y eutroficación de las aguas en nuestro litoral.

El desarrollo y preservación de los biodermas en los ecosistemas marinos, lagunas costeras y estuarios es necesario por su rol en la velocidad de acreción que incluye la aglutinación de material organogénico y partículas del sedimento que favorecen la consolidación del substrato. La colonización primaria de planicies arenosas, arcillosas y lodosas, principalmente por la especie pionera ***M. chthonoplastes*** conduce a la sucesión secundaria con el establecimiento de otras especies. El desarrollo de comunidades de ***Pleurocapsa*** en el supramareal, de clorofitas como ***Ulva, Vaucheria*** y de diatomeas (natas o películas) sobre poblaciones de ***M. chthonoplastes*** en el intermareal de playa Sequión y de macrofitas superiores como ***Potamogeton*** sobre biodermas de ***M. chthonoplastes*** en laguna Paraíso constituyen eventos sucesionales en los diversos ecosistemas dinámicos muestrados. La habilidad de tolerar estrés hídrico por la desecación con la baja marea (Sequión, Mendieta,Virrila) y estrés de salinidad (Casma, Mar Brava, Palo Santo) de las matas de ***M. chthonoplastes*** demostró su predominancia en hábitats fluctuantes. Esta peculiar colonización cianobacterial en el litoral Peruano amplia la distribución mundial de ésta especie.

Agradecimientos

Los autores expresan su reconocimiento a los colegas Biólogos Mario Benavente P. y Victor H. Vera S. por su colaboración durante las colecciones de campo. Asimismo al Blgo. Benjamin Collantes por la toma de fotografías.

Literatura citada

Acleto, C.O. 1974. Adiciones a las algas de agua dulce de Las Cascadas de Barranco. Rev.Per.Biol.1(2):87-98.

Al-Mousawi, A. H. & B.A.Whitton. 1983. Influence of environmental factors on algae in rice-field soil from the Iraqi marshes. Arab Gulf J.Scientific Res. 1:237-253.

Anagnostidis, K. & J. Komarek. 1983. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3- Oscillatoriales. Arch. Hydrobiol. Suppl. 80 (1-4): 327-472. Stuttgart.

Brock,T.D.1976. Halophilic blue-green algae.Archives of Microbiology. 107:109-111.

Brown, A. D. 1976. Microbial water stress. Bacteriological Reviews. 40: 803-846.

Castro, G., E.Ortíz & L. Bertochi. 1990. Importancia biológica y conservación de la Laguna El Paraíso, Lima. Boletín de Lima.71: 47-55.

Cohen, Y. 1984. The Solar lake cyanobacterial mats: strategies of photosynthetic life under sulfide. In Microbial mats: stromatolites. Y. Cohen, R.W. Castenholz & H. O. Halvorson (eds.). 133-148 p. Alan R. Liss. New York.

Drouet, F. 1964. Ecophenes of **Microcoleus chthonoplastes**. Rev. Algologique. Tom VII (4):313-324.

Drouet, F. 1968. Revision of the classification of the Oscillatoriaceae. Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 15.

Esteve, I., M. Martinez-Alonso, J. MIR & R. Guerrero. 1992. Distribution, typology and structure of microbial mat communities in Spain: a preliminary study. Limnetica 8: 185-195.

Erlich, A. & I. Dor. 1985. Photosynthetic microorganisms of the Gavish Sabkha.In Hypersaline Ecosystems, The Gavish Sabkha. G. M. Friedman & W. E. Krumbein (eds.). 296-321 p. Ecological Studies 53. Springer-Verlag. New York.

Fjerdingstad, E. 1968. Cell dimensions of **Microcoleus chthonoplastes** (Mertens) Thuret f. **franqueti** (Bourr.) nov.comb. Schweiz. Z. Hydrol. 30:385-396.

Golubic, S. 1973. The relationship between blue-green algae and carbonate deposits. In The Biology of blue-green algae. N. G. Carr & B. A. Whitton (eds.). 434-472p. Blackwell. Oxford.

Golubic, S. 1980. Halophily and halotolerance in Cyanophytes. Origins of life 10:169-183.

Geitler, L.1932.Cyanophyceae.In Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz. Akad.Verlagsges.Leipzig. Reprinted 1971. Johnson. New York.14.1196 p.

Guerrero, R., J. Urmeneta & G. Rampone. 1993. Distribution of types of microbial mats at the Ebro Delta, Spain. Biosystems. 31:135-144.

Halperin, D. 1967. Cianoficeas marinas de Puerto Deseado (Provincia de Santa Cruz, Argentina). II. Darwiniana 14 (2):273-338. Lam. XIV. Argentina.

Halperin, D. 1969. Biodermas algales y su papel en la consolidación de los agregados del suelo. Physis. 29 (78): 37-48. Buenos Aires.

Hammer, U.T., J. Shamess & R.C. Haynes. 1983. The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada. In Proc. 2nd. Int. Symp. Athalassic (Inland) Saline Lakes. U.T.Hammer (ed.). Dev. Hydrobiol. 16: 1-26. Junk, The Hague.

Hof, T. & P. Fremy. 1933. On Myxophyceae living in strong brines. Rev. Trav. bot. Neerland. 140-162p.

Javor, B. J. 1989. Hypersaline Environments: Microbiology and Biogeochemistry. Springer – Verlag. Berlin. 328 p.

Jorgensen, B., Y. Cohen & N. Revsbechs. 1986. Transition from anoxygenic to oxygenic photosynthesis in a ***Microcoleus chthonoplastes*** cyanobacterial mat. Appl. Environ. Microbiol. 51: 408-417.

Krumbein, W. E., Y. Cohen & M. Shilo. 1977. Solar lake (Sinai). 4. Stromatolitic cyanobacterial mats. Limnology & Oceanography. 22: 635-656.

Levring, T. 1960. Contributions to the marine algal flora of Chile. Acta Univ. Lund. 2. 56 (10): 85 p.

Lipscomb, D. 1996. A survey of microbial diversity. Ann. Missouri Bot. Gard. 83: 551-561.

Montoya, H.T. 1984.Algas de la laguna de Villa,(Lima): Cyanophyta, Chlorophyta y Chrysophyta (Xanthophyceae). Boletín de Lima. 31(6): 75-89; 32(6):49-62.

Pearson, H. W., R. Howsley, C.K. Kjeldson & A.E. Walsby. 1979. Aerobic nitrogenase activity by axenic cultures of the blue-green alga ***Microcoleus chthnoplastes***. FEMS Microbiol. Lett. 5:163-167.

Potts, M. & B. A. Whitton. 1977. Nitrogen fixation by blue-green algae communities in the intertidal zone of the lagoon of Aldabra Atoll. Oceologia (Berlin). 27: 275-283.

Potts, M. 1980. Blue green algae (Cyanophyta) in marine coastal environments of the Sinai Peninsula, distribution, zonation, stratification and taxonomic diversity. Phycologia. 19 (1): 60-73.

Sagan, D. & L. Margulis. 1988. Garden of microbial delights. Harcourt Brace J. Publ. New York. 51-58 p.

Stal, L.J., H. Van Gemerden & W.E. Krumbein. 1985. Structure and development of a benthic marine microbial mats. FEMS Microbial. Ecol. 31: 111-125.

Stanier, R. Y. & G. Cohen - Bazire. 1977. Phototrophic prokaryotes: The cyanobacteria. Ann. Rev. Microbiol. 31:225-274.

Stolz, J.F. & L. Margulis. 1984. The stratified microbial community at Laguna Figueroa, Baja California, Mexico: a possible model for prephanerozoic laminated microbial communities preserved in cherts. Origins of life. 14: 671-679.

Van Baalen,C. 1962. Studies on marine blue-green algae. Botanica mar. 4:129-139.

Van Den Hoeck, C., D.G. Mann & H. M. Jahns 1995. Algae. An Introduction to Phycology. Cambridge University Press. 623 p.

Wainwright, M. 1981. Enzime activity in intertidal sands and salt-marsh soils. Planta and Soil. 59: 357-363.

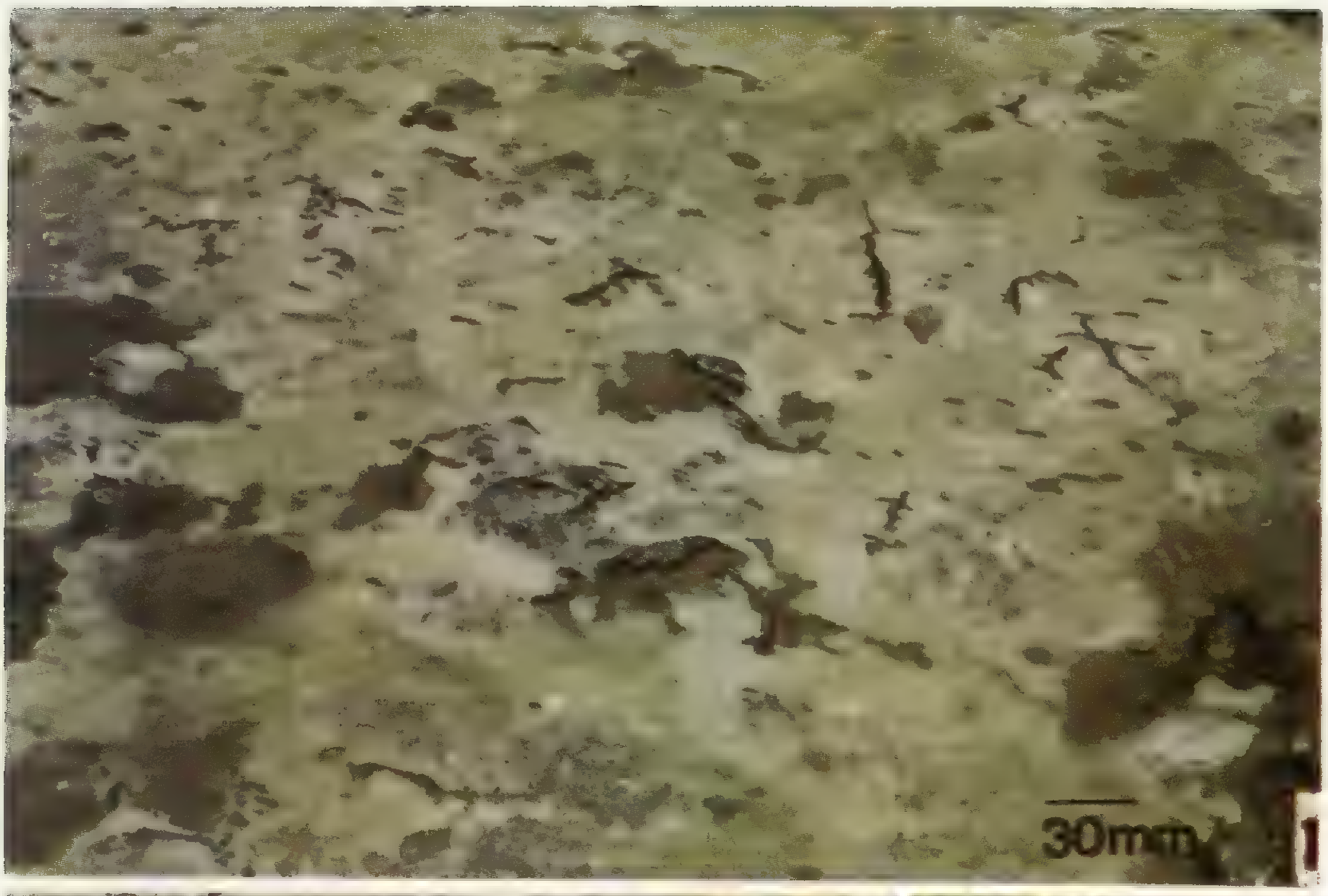
Whitton, B. A. 1987. Survival and dormancy of blue-green algae. In Survival and dormancy of microorganismos. Y. Henis (ed.). 109-167p. John Wiley & Sons. New York.

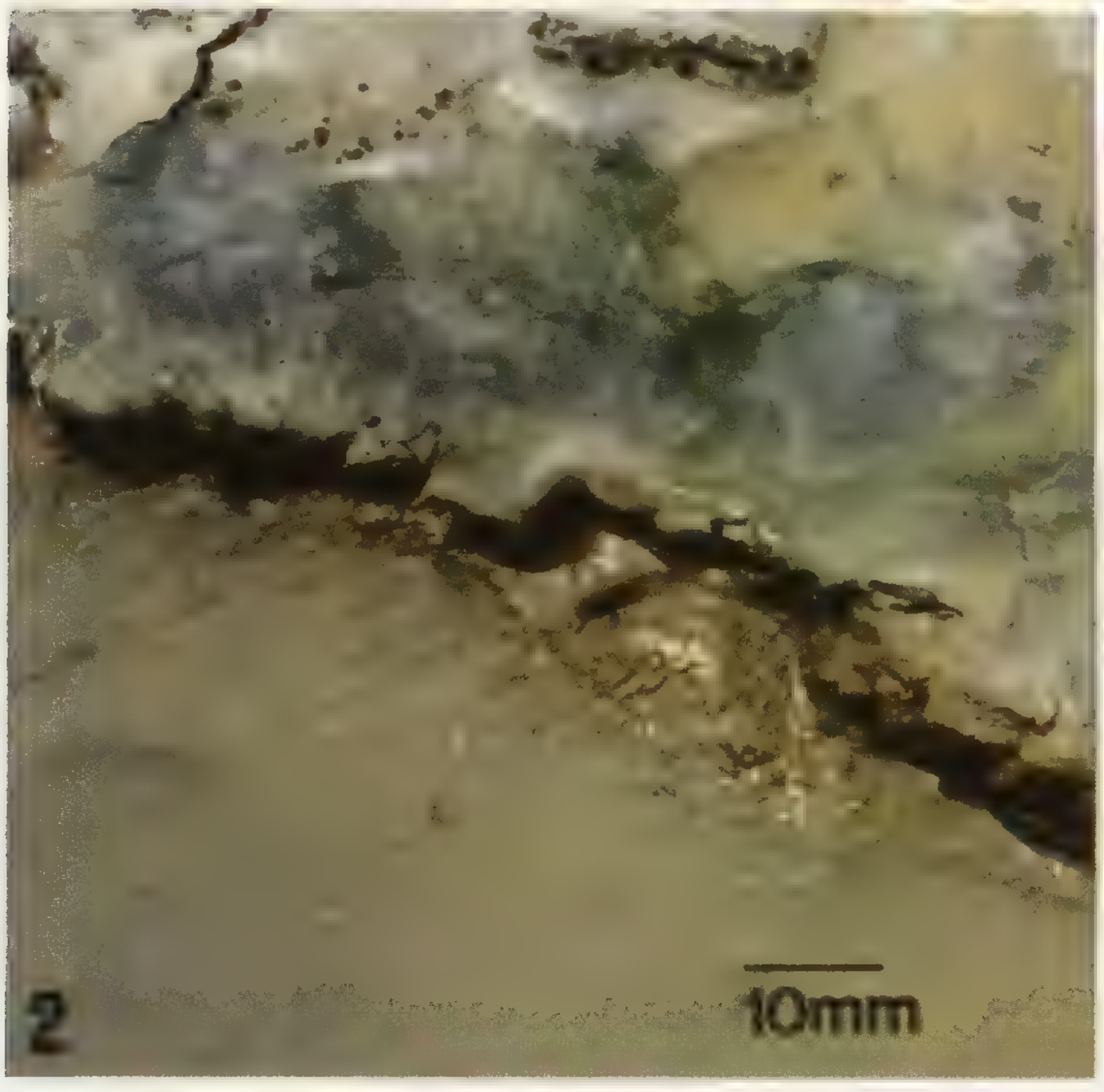
Whitton, B. A. 1990. Biology of ***Microcoleus*** In Phycotalk. H. D. Kumar (ed.). 173-182 p. Vol. 2. Rastogi & Company, Subhash Bazar, India.

Whitton, B, A. 1992. Diversity, ecology and taxonomy of the cyanobacteria. In Photosynthetic Prokaryotes. N. H. Mann & N. G. Carr (eds.). 1-51 p. Plenum Press. New York.

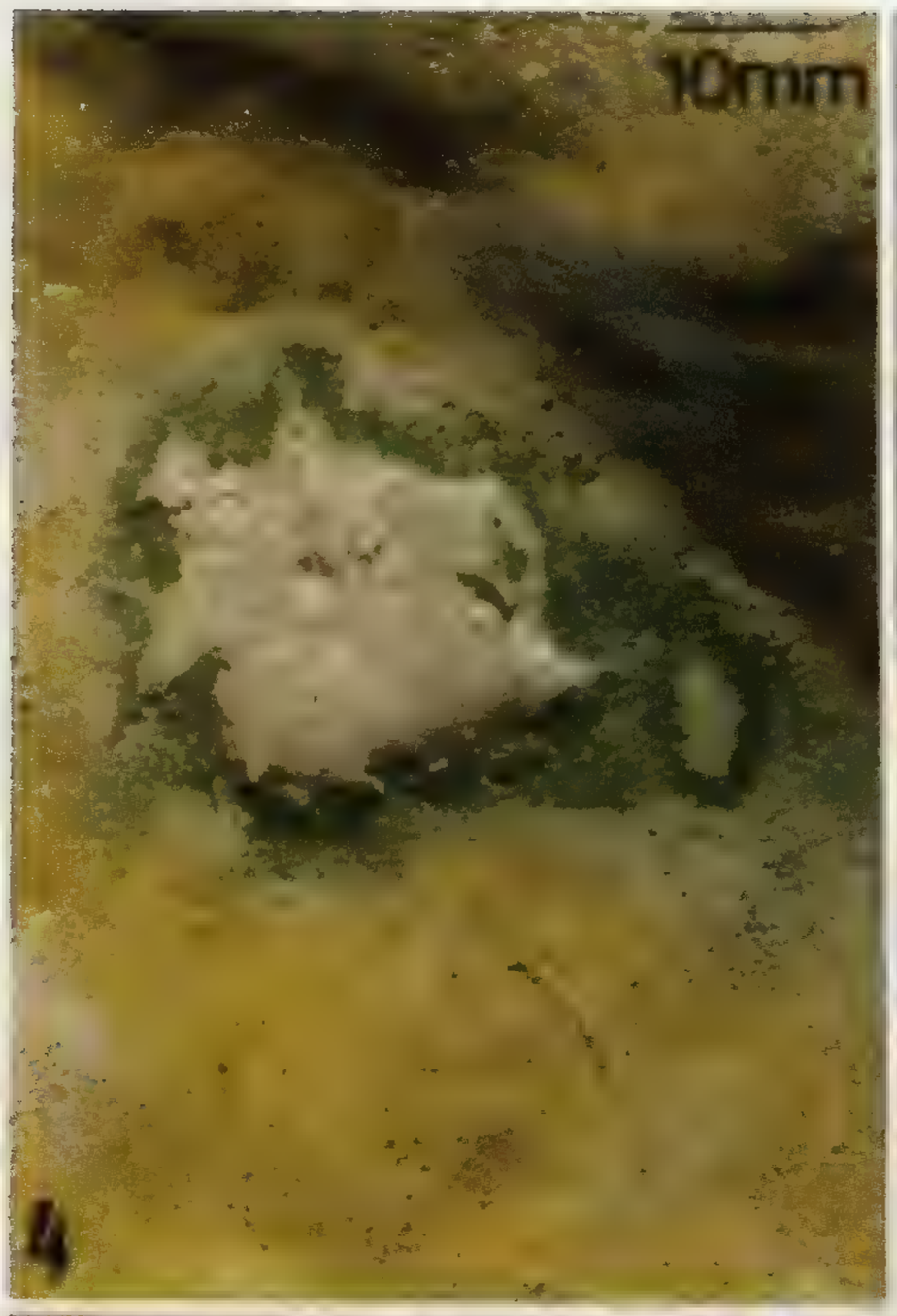
Wit, R. & H. Van Gemerden. 1987. Oxidation of sulfide to thiosulfate by ***Microcoleus chthonoplastes.*** FEMS Microbiol. Ecol. 45:7-13.

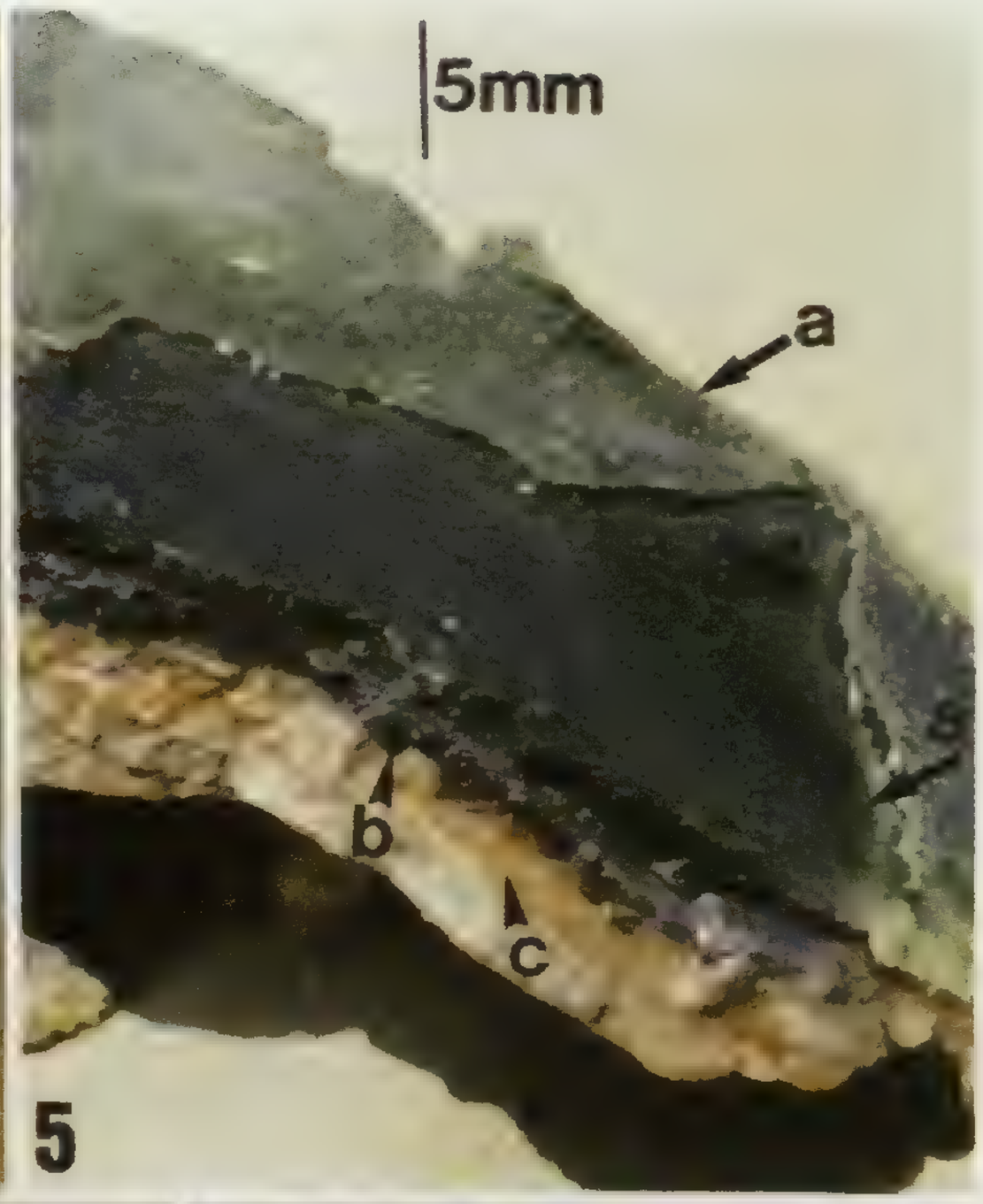
Wit, R. & H. Van Gemerden. 1989. Growth responses of the cyanobacterium ***Microcoleus chthonoplastes*** with sulfide as electron donor. In Microbial Mats, Ecological Physiology of Benthic Microbial Communities. Y. Cohen & E. Rosenberg (eds.). 320-325p. American Society for Microbiology. Washington.



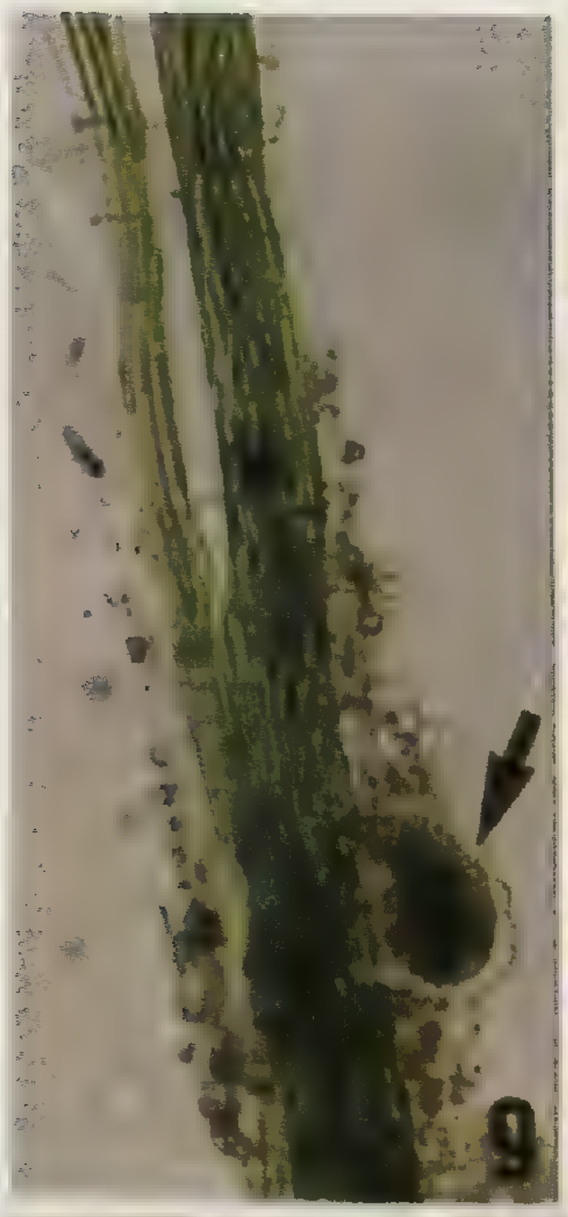


Figs. 1-3. Comunidades cianobacteriales con dominancia de ***Microcoleus chthonoplastes*** de Playa Sequión en primavera. **Fig.1.** Biodermas cianobacteriales del supra e intermareal, desecadas con grietas, fragmentos y costras salinas superficiales (aspecto blanquesino). Parte de los biodermas han sido desprendidos por el oleaje dejando porciones del terreno al desnudo. **Fig.2.** Biodermas del intermareal durante su emersión, con ***M. chthonoplastes*** *y* ***Oscillatoria tenuis*** en paredes de canal con ingreso de agua marina consolidando el suelo arenoso-arcilloso. **Fig.3.** Filamento complejo de ***M. chthonoplastes*** de biodermas del canal, rodeado de estuche colonial definido con partículas adheridas.





Figs. 4-8. Biodermas de ***Microcoleus chthonoplastes*** de Playa Sequión en primavera. **Fig.4.** Colonización algal del intermareal superior con comunidades episámnicas parduzcas de diatomeas ***(Cylindrotheca, Navicula)*** que cubren los biodermas cianobacteriales azul verdosos de ***O. tenuis***, ***Phormidium sp.*** y ***M. chthonoplastes*** que han sido extraídos parcialmente reconociendose el terreno desnudo. **Fig.5**. Biodermas laminares y compactos de ***M. chthonoplastes*** con estratos superiores expuestos (flechas,a), estrato inferior negruzco bacterial (b) sobre el terreno arenoso-arcilloso (c). Fig.6. Tricomas aislados con formación de necridios (flechas) y liberación de hormogonios. Fig.7. Hormogonio aislado, mótil, con ápices agudos. Fig.8. Tricomas aislados con células cilíndricas de ***M. chthonoplastes*** y *algunos de* ***Phormidium sp.*** Escala en **Fig.6** válida para **Figs.6-8.**



Figs. 9-12. Talos cianobacteriales de ***Microcoleus chthonoplastes*** de laguna Paraiso en otoño. **Fig.9.** Fascículo con filamento ramificado y colonia epífita de ***Pleurocapsa sp.*** (flecha) con partículas detritales y bacteriales adheridas al estuche mucilaginoso. **Fig.10.** Filamentos complejos y fascículos ramificados con filamentos y tricomas liberados y detritus. **Fig.11.** Filamento simple con tricoma rodeado de estuche denso. **Fig.12.** Filamentos compuestos, aislado (lado izquierdo) y agregados (lado derecho). Filamentos de ***M. chthonoplastes*** rodeados de talos de **Lyngbya sp**. (flechas). Escala en **Fig.10** válida para **Figs. 9 y10.** Escala en **Fig.12** válida para **Figs.11 y 12.**

Arnaldoa
Vol 6(1) 41-48. 1999

Verbesina ancashensis y *V. crassicephala* (Asteraceae: Heliantheae): dos nuevas especies del Perú

ABUNDIO SAGASTEGUI ALVA
Universidad Privada Antenor Orrego
Trujillo, Perú

VICTOR QUIPUSCOA SILVESTRE
Centro para la Investigación de la Diversidad Biológica y Cultural de los Bosques Pluviales Andinos (DIVA)
Trujillo-Perú

Resumen

Durante la revisión crítica de material botánico procedente de la región andina de nuestro país, hemos encontrado dos nuevas especies del género ***Verbesina*** (Asteraceae: Heliantheae); las mismas que son objeto de la publcación de estas notas y que describimos a continuación.

Abstract

Two new species: ***Verbesina ancashensis*** and ***V. crassicephala*** (Asteraceae: Heliantheae) are described from Peruvian Andes. The new species are illustred and its relationships discussed.

1. ***Verbesina ancashensis*** Sagást. & Quipuscoa sp. nov. (Fig.1)

Tipo: PERU. Dpto. Ancash. Prov. Corongo: Ruta Corongo-La Pampa, 3000 m, 30 junio 1998, **S. Leiva , P. Lezama, V. Quipuscoa** & **S. López 2210** (Holótipo: HAO; isótipos: CPUN, F, HAO, HUT, MO, NY, US)

Arbor ca. 8 m altus, caulibus ramosus, rami juniores dense pilosi, alati (alis a decurrentia foliorum formatis). Folia alterna, sessilia, late ovata vel ovata, submembranacea, basi attenuata, apice acuta vel subacuta, brevissime dentata vel integra, subtus sparse pilosa, supra dense pilosa, 30-35 cm longa, 16-20 cm lata. Capitulescentiae cymoso-corymbiformes dense terminales. Capitulum parvum, multum, discoideum. Pedicellis dense tomentosis, 2-10 mm longis. Involucrum anguste campanulatum, 4-4,5 mm altum, 3-3,5 mm crassum.

Phyllaria 5-9, 2-3-seriata, oblonga vel oblongo-sphatulata, obtusa vel rotundata, pilosa; externis 2-3 mm longis, 1-1,7mm lata; internis 3,5-4,5 mm longa, 1,2-1,7 mm lata. Paleae receptaculi oblongo-cymbiformes, carinatae, obtusae, 5-6 mm longae. Flores 9-13, isomorphi, hermaphroditi; corolla tubulosa, alba, 5-6 mm longa, in tertio inferiore anguste et pilosa, limbo 5-dentato. Achaenium oblanceolatum, alatum, atrobrunnescentium, utrinque sparse tuberculato-pilosum, 5-6 mm longum. Alis 1-1,5 mm latis. Pappi aristae 2, lutescentes, inaequales, 3-4 mm longae, brevissime erecto-hirsutae.

Arbol de unos 8 m de alto, con tallos ramificados, inferiormente pardo-verdosos y ramas jóvenes densamente tomentosas, aladas por la decurrencia de las hojas. **Hojas** alternas, sésiles y decurrentes sobre el tallo o aparentemente pecioladas por la interrupción del limbo a lo largo del peciolo, anchamente ovadas u ovadas, submebranosas, base abruptamente atenuada a lo largo del peciolo, ápice obtuso o subagudo, borde diminutamente dentado o entero, retinervadas, esparcidamente pilosas y ásperas al tacto en el haz y densamente pilosas en el envés, las más grandes de 30-35 cm de largo por 16-20 cm de ancho. **Capitulescencia** cimoso-corimbiforme terminal, densa. **Capítulos** pequeños, numerosos, discoideos, pedicelados. Pedicelos densamente tomentosos, de 2-10 mm de longitud. Involucro estrechamente campanulado, de 4-4,5 mm de alto por 3-3,5 mm de diámetro. Filarias 5-9, 2-3-seriadas, oblongas a oblongo-espatuladas, obtusas o redondeadas, pilosas exteriormente; las externas de 2-3 mm de largo por 1-1,7 mm de ancho y las internas 3,5-4,5 mm de largo por 1,2-1,7 mm de ancho. Páleas del receptáculo oblongo-cimbiformes, carenadas, obtusas, estramíneas hacia la base, verdosas y pilosas hacia el ápice, de 5-6 mm de longitud. **Flores** 9-13, isomorfas, hermafroditas, blancas; corola tubulosa, estrecha y pilosa en el tercio inferior, pentadentada en el limbo, de 5-6 mm de longitud. **Aquenios** oblanceolados, alados, atroparduscos, esparcidamente tuberculado-pilosos en ambas superficies, de 5-6 mm de longitud. Alas de 1-1,5 mm de ancho. Papus formado por 2 aristas lutescentes, desiguales, finamente erecto-hirsutas, de 3-4 mm de largo.

Material adicional examinado:

PERU: Dpto. Ancash. Prov. Huari: Chavín, 3210 m, 26 mayo 1970, **A. López**, **A. Sagástegui** & **A. Aldave 7548** (HAO, HUT).

Tiene relación con ***Verbesina arborea*** H.B.K., ***V. cajamarcensis*** Sagást., ***V. huancabambae*** Sagást. & Quipuscoa y ***V. lopez-mirandae*** Sagást., todas con capítulos discoideos, pero se diferencia de ellas principalmente por el número y forma de las filarias y el número de sus flores por capítulo; sin embrago, se necesita más trabajo de campo y estudios citogenéticos que nos permitan hacer una delimitación adecuada y definitiva.

Distribución y ecología: Crece a lo largo de las quebradas y en los cercos de las chacras, compartiendo su hábitat con vegetación arbustiva y arbórea propia de la sierra, alrededor de los 3000 m de elevación. Hasta ahora considerada como endémica del Departamento de Ancash (Provincias de Corongo y Huari).

Fig. 1. ***Verbesina ancashensis*** Sagást. & Quipuscoa: **A.** Hoja y rama florífera; **B.** Capítulo; **C.** Filaria externa; **D.** Filaria interna; **E.** Pálea del receptáculo **F.** Corola y **G.** Aquenio.

Etimología: El epíteto específico perenniza el nombre del Departamento de Ancash, de donde proceden las dos coleciones estudiadas.

Usos: Esta como las demás especies arbustivas o arbóreas de ***Verbesina*** constituyen un buen recurso para los habitantes rurales, quienes lo usan como leña, debido a que sus tallos segregan resina.

2. ***Verbesina crassicephala*** Sagást. & Quipuscoa sp. nov. (Fig.2)

Tipo: PERU. Dpto. Piura. Prov. Huancabamba: Jalca del Cuello del Indio, 3200-3800 m, 10 junio 1997, **V. Quipuscoa S. 921** (Holótipo: HAO; isótipos: F, HAO, HUT)

Frutex ca. 3 m altus, caulibus angulosis, ad apicem dense pilosis. Foliis petiolatis (petioli 1-2,5 cm longi), oppositis, ambitu ovatis, trilobatis, coriaceis, utrinque tuberculato-pilosis, 16-22 cm longis, 8-12 cm latis. Inflorescentiae cymoso-corymbiformes. Capitula pedicellata, radiata, magna, subglobosa. Involucrum hemisphaericum, 8-10 mm altum, 13-17 mm crassum. Filariis 9-10, ca. 2-seriatis, coriaceis, late ovatis vel obovatis, dense pilosis, apice rotundatis; externis 5-7 mm longis, 4-5 mm latis; internis 8-10 mm longis, 4-5 mm latis. Paleae receptaculi oblongo-cymbiformes, coriaceae, carinatae, dorso sparse pilosae, apice obtusae vel subacutae, 10-11 mm longae. Flores dimorphi: marginales 7-10(-12), feminei, lutei, ligulati; ligula oblonga, glabra, apice 2-3-dentata, ca. 10- nervata, 8-10 mm longa, 3-4 mm lata. Flores disci ca. 80, hermaphroditi, lutei; corolla tubulosa, in tertio inferiore anguste et pilosa, limbo 5-dentato. Achaenia oblanceolata, atrobrunnescentia, glabra, alata, 5-7 mm longa. Alis ca. 1 mm latis. Pappi aristae 2, lutescentes, plus minusve aequales, ca. 5 mm longae, minutissime et breviter erecto-hirsutae.

Arbusto de unos 3 m de alto, con tallos angulosos (aparentemente hexagonales), lenticelados, densamente pilosos en el ápice. **Hojas** opuestas, pecioladas (peciolos puverulentos, de 1-2,5 cm de longitud), ovadas en su contorno total, trilobadas, coriáceas, tuberculado-pilosas en ambas superficies y ásperas al tacto, atenuadas en la base, serratulado-mucronuladas en el borde, lóbulos con el ápice agudo, de 16-22 cm de largo por 8-12 cm de ancho. **Inflorescencia** cimoso-corimbiforme, más o menos densa. **Capítulos** pedicelados, radiados, grandes, subglobosos. Involucro hemisférico, de 8-10 mm de alto por 13-17 mm de diámetro. Filarias 9-10, más o menos 2-seriadas, coriáceas, exteriormente densamente pilosas, anchamente ovadas a obovadas, redondeadas en el ápice; las externas de 5-7 mm de largo por 4-5 mm de ancho y las internas de 8-10 mm de largo por 4-5 mm de ancho. Páleas del receptáculo oblongo-cimbiformes, carinadas y coriáceas en el dorso, estraminosas en las partes laterales, esparcidamente pilosas en el dorso, obtusas o subagudas en el ápice, de 10-11 mm de longitud. **Flores** dimorfas: las marginales 7-10(-12), amarillas, liguladas, femeninas; lígula oblonga, glabra, 2-3-dentada en el ápice, ca. 10 nervada, de 8-10 mm de largo por 3-4 mm de ancho; flores del disco ca. 80, amarillas, hermafroditas, con corola tubulosa, estrecha y pilosa en el tercio inferior, 5-dentada en el limbo, de 6-8 mm de longitud. **Aquenios** oblanceolados, atro-parduscos, glabros, alados, de 5-7 mm de longitud. Alas de ca. 1 mm de

Fig. 2. ***Verbesina crassicephala*** Sagást. & Quipuscoa: **A**. Rama florífera; **B**. Filaria externa; **C**. Filaria Interna; **D**. Flor lipulada; **E**. Flor central; **F**. Pálea del receptáculo y **G**. Aquenio.

ancho. Papus formado por 2 aristas lutescentes, finamente erecto-hirsutas, más o menos iguales, de ca. 5 mm de longitud.

Nombre vulgar: «pukanilla»

Afín a ***Verbesina hallii*** Hieron. y a ***V. sodiroi*** Hieron. por sus capítulos radiados, de las cuales se diferencia principalmente por sus hojas trilobadas, sus capítulos más grandes y subglobosos, el involucro hemisférico con menos filarias (8-10) y sus flores del disco muy numerosas (ca. 80).

Distribución y ecología: Aparentemente endémica de la localidad de donde procede el tipo (Jalca del Cuello del Indio, Prov. Huancabamba, Dpto. Piura), compartiendo su hábitat con otros arbustos, principalmente del género ***Baccharis*** y ***Senecio*** (Asteraceae), a los 3200-3800 m de elevación.

Etimología: El nombre específico tiene relación con la morfología de los capítulos.

Agradecimientos

Los trabajos de campo fueron financiados, en parte, por la Universidad Privada Antenor Orrego, por la Universidad Nacional de La Libertad-Trujillo y por el Proyecto «Centro para el Estudio de la Diversidad Biológica y Cultural de los Bosques Pluviales Andinos» (DIVA). Agradecemos a los colectores de parte del material estudiado: Dr. Arnaldo López Miranda Profesor Emérito de la Universidad Nacional de Truijillo y al M.Sc. Segundo Leiva González (Universidad Privada Antenor Orrego). Las ilustraciones de esta publicación corresponden a los biólogos Segundo Leiva González y Mario Zapata Cruz a quienes agradecemos por la excelencia de su trabajo que nos permite presentar cada vez mejor nuestras publicaciones.

Literatura citada

Blake, S. F. 1922. New South American Asteraceae Collected by E. D. Holway. Bot. Gaz. 74(4): 414-430.

_____. 1924a. New American Asteraceae. Contr. U. S. Nat. Herb. 22(8): 587-661.

_____. 1924b. New American Verbesinas. Bull Torrey Bot. Club. 51: 421-436.

_____. 1925. On the Status of the Genus *Chaenocephalus*, with a Review of the Section *Lipactinia* of *Verbesina*. Am. Journ. Bot. 12: 625-640.

_____. 1926. New South American Verbesininae. Journ. Wash. Acad. Sc. 16(8): 215-227.

_____. 1928. Twelve New American Asteraceae. Journ. Wash. Acad. Sc. 18(2): 25-37.

_____. 1929. New Asteraceae from the United States Mexico and Honduras. Journ. Wash. Acad. Sc. 19(13): 268-281.

_____. 1931. Six New South American Species of *Verbesina*. Proc. Biol. Soc. Wash. 44: 79-86.

_____. 1935. New Asteraceae from the United States Mexico and South America. Journ. Wash. Acad. Sc. 25(7): 311-325.

Cabrera, A.L.1955. Cuatro Especies Nuevas del género *Verbesina* (Compositae) de América del Sur. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la U. Nac. Eva Perón, Notas del Museo 18(88): 59-70.

Olsen, J.1985.Synopsis of *Verbesina* sect.*Ochractinia* (Asteraceae) Pl. Syst. Evol. 149: 47-63.

Robinson, B. L. & J. M. Greenman. 1898. Synopsis of the Genus *Verbesina*, with an analytical key to species. Proc. Am. Acad. Art. Sc. 34: 534-566.

Sagástegui-A. ,A. 1969a. Cuatro especies nuevas de Compuestas Peruanas. Bol. Soc. Arg. Bot. 11(4): 240-250.

_____. 1969b. Una nueva especie de *Verbesina* (Compositae) del Perú Bol. Soc. Arg. Bot. La Libertad 1(2): 55-59.

_____. 1970. Tres Compuestas Austroamericanas Nuevas o Críticas. Bol. Soc. Arg. Bot. La Libertad 2(1-2): 63-75.

_____. 1975. Nuevos Taxa de *Verbesina* (Compositae) del Perú. Bol. Soc. Arg. Bot. 16(3): 261-266.

_____. 1985. Compuestas Andino-peruanas Nuevas para la Ciencia III. Phytologia 57(6): 415-420.

_____. 1991. Compuestas Andino-peruanas Nuevas para la Ciencia IV. Arnaldoa 1(1): 1-10.

Sagástegui-A., A.; S. Leiva & P. Lezama. 1995. Compuestas Andino- peruanas Nuevas para la Ciencia. VI. Arnaldoa 3(2): 7-12.

Sagástegui-A., A. 1996. Compuestas Andino-peruanas Nuevas para la Ciencia VII. Arnaldoa 4(1): 7-13.

Sagástegui-A, A. & V. Quipuscoa. 1998a. Seis nuevas especies de *Verbesina* (Asteraceae, Heliantheae) de los Andes del Perú. Arnaldoa 5(1): 35-50.

Sagástegui-A, A. & V. Quipuscoa. 1998b. Tres nuevas especies de *Verbesina* (Asteraceae: Heliantheae) de los Andes del Perú. Arnaldoa 5(2): 141-150.

Turner,B. L. 1985. Revision of *Verbesina* sect. *Pseudomontanoa* Asteraceae) Pl. Syst. Evol. 150: 237-262.

Arnaldoa
6(1): 49-56.1999

Nasa umbraculifera (Loasaceae: Loasoideae), una nueva especie con hojas peltadas del Perú

ERIC RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ
Herbarium Truxillense (HUT)
Universidad Nacional de Trujillo
Trujillo, Perú

MAXIMILIAN WEIGEND
Institut für Systematische Botanik
München, Alemania

Resumen

Se describe e ilustra una nueva especie del género ***Nasa*** Weigend (Loasaceae) procedente del norte de Perú: ***N. umbraculifera*** Rodríguez & Weigend. Es la undécima especie en el género que presenta hojas peltadas y la tercera para el Perú, aparentemente endémica de la región de Leymebamba (Provincia Chachapoyas, Departamento Amazonas) en la ruta hacia la Laguna de los Cóndores. Se caracteriza principalmente por su hábito sufruticoso o fruticoso, hojas peltadas umbraculiformes, flores grandes péndulas con pétalos anaranjados, ovados, carnosos y casi planos, escamas florales unicoloras y sépalos muy largos y angostos. Difiere notablemente de sus compatriotas con hojas peltadas: ***N. insignis*** Weigend & Rodríguez y ***N. glandulosissima*** Weigend. Sin embargo, de las ocho especies descritas para Ecuador y Colombia que comparten este mismo caracter: ***N. peltiphylla*** (Weigend) Weigend distribuida desde Pichincha (Ecuador) hasta Colombia es la mas parecida a esta nueva entidad. Se incluye una discusión crítica con las especies anteriores y adicionan datos sobre su sinonimia vulgar, usos, distribución geográfica y ecología.

Abstract

A new species of the genus ***Nasa*** Weigend (Loasaceae) is described from northern Peru: ***Nasa umbraculifera*** Rodríguez & Weigend. It is the 11th species with peltate leaves in the genus and third in Peru. It is apparently endemic to the Leymebamba region (Chachapoyas Province, Amazonas Department) on the path to the Laguna de los Condores. It is characterized primarily by its subshrubby or shrubby habit, peltate umbrella-shaped leaves, large, pendent flowers with ovate, carnose and nearly planar, orange petals, uniformly coloured floral scales and very long and narrow sepals. It is clearly different from ***Nasa insignis*** Weigend & Rodríguez and ***N. glandulosissima*** Weigend, the other peltate Peruvian species. Rather, of

the other eight species with peltate leaves in Ecuador and Colombia the species most similar to ***N. umbraculifera*** is ***N. peltiphylla*** (Weigend) Weigend, distributed from Pichincha (Ecuador) to Colombia. A critical discussion of these species, vernacular names, uses, distribution and ecology are included.

Introducción

Nasa umbraculifera Rodríguez & Weigend es muy característica y bien diferenciada de todas las especies del género ***Nasa*** Weigend (Loasaceae: Loasoideae). Esta nueva entidad pertenece a ***Nasa*** ser. ***Grandiflorae*** como las otras diez especies de hojas peltadas descritas hasta ahora para Colombia, Ecuador y Perú: ***N. ferox*** Weigend, ***N. glandulosissima*** Weigend, ***N. hornii*** (Weigend) Weigend, ***N. insignis*** Weigend & Rodríguez, ***N. jungifolia*** (Weigend) Weigend, ***N. modesta*** Weigend, ***N. orbicularis*** Weigend, ***N. peltata*** (Spruce ex Urb. & Gilg) Weigend, ***N. peltiphylla*** (Weigend) Weigend y ***N. tabularis*** Weigend (Weigend, Rodríguez & Dostert, 1998; Weigend, 1999; Weigend, M.: Loasáceas. En: Flora de Colombia; Weigend, M.: Loasaceae. En: Flora of Ecuador). El conocimiento de las especies con hojas peltadas se ha incrementado aceleradamente; hasta inicios de 1998 solamente conocíamos especies de Colombia y Ecuador. Sin embargo, a fines de este año describimos las dos primeras para el Perú con el mismo caracter: ***Nasa insignis*** y ***N. glandulosissima***, ambas distribuidas en la vertiente occidental de los Andes en los departamentos Cajamarca y Piura (Weigend, Rodríguez & Dostert, 1998). La especie aquí presentada es muy diferente de estos dos taxones y es mas estrechamente relacionada a las de Ecuador como: ***N. peltiphylla***, ***N. hornii*** y ***N. peltata***, con las cuales comparte algunos caracteres clave: Son plantas perennes o subperennes con tallo leñoso, los pétalos son casi planos, carnosos, las escamas florales tienen alas apicales muy largas (tan largo como el resto de la escama) y el fruto se abre con válvulas apicales y una sutura longitudinal. Mientras que las dos especies peruanas son anuales, con tallo herbáceo, los pétalos son profundamente cimbiformes y membranáceos, las escamas florales tienen alas apicales mucho mas cortas que el resto de la escama y el fruto se abre solamente con válvulas apicales.

Nasa ser. ***Grandiflorae*** es exclusivamente altoandina, llegando hasta los 4500 m en la Cordillera Blanca. Las especies de hojas peltadas generalmente se encuentran en alturas mas bajas, típicamente entre 2500 y 3500 m.s.n.m. Esta es la primera especie de la serie que se describe para el Departamento Amazonas y es una de ocho especies nuevas del género ***Nasa*** que se describieron en este departamento en los últimos tres años, mientras solamente dos eran conocidas antes. ***N. umbraculifera*** fue colectada inicialmente en Agosto de 1998 durante la primera exploración botánica hacia la Laguna de los Cóndores (Distrito Leymebamba, Provincia Chachapoyas) realizada por el Dr. A. Sagástegui y su equipo; igualmente en Febrero de este año efectuamos otras colecciones en la misma región, confirmando y adicionando importantes datos de campo, distribución y ecología. Su descripción y sustento como especie nueva es el principal objetivo de este trabajo.

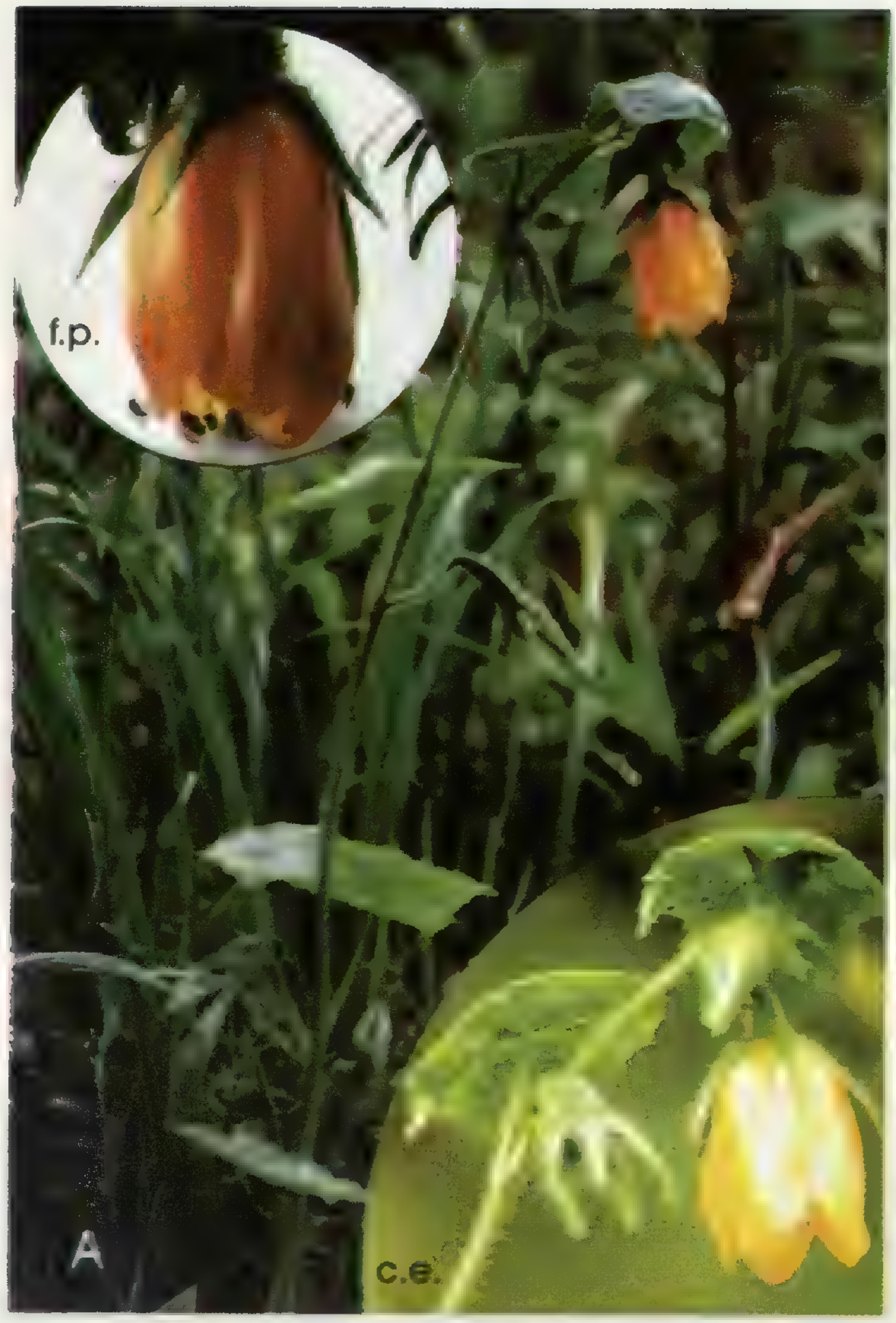
Nasa umbraculifera Rodríguez & Weigend, sp. nov. (Fig. 1 y 2)

TIPO: PERU. Dpto. Amazonas. Prov. Chachapoyas: Distrito Leymebamba, ruta Leymebamba-Laguna de los Cóndores, La Atalaya (Alrededores de la Fila), 6° 49,056'S-77° 44,134'W, 3000-3500 m, 15 agosto 1998, **V. Quipuscoa S., A. Sagástegui A., S. Leiva G. & M. Bejarano C. 1208** (Holótipo: HUT; isótipos: F, HAO, M).

Suffrutex, caulis principalis lignescens, erectus, usque ad 1,80 m altus. Folia basalia opposita, superiora alterna, orbicularia, usque ad 15 cm diametro, margine lobulata et serrata. Inflorescentia terminalis, monochasialis vel dichasialis; corolla campanulata; petala aurantiaca, carnosa, subplana; squamae unicolores, alis apicalibus squamae dorsum aequantes. Capsula turbinata, valvis tribus et insuper sutura longitudinali dehiscens.

Sufrútice de 0,80-1,80 m de alto, tallos poco ramificados en la parte superior, lignescentes hasta leñosos, erectos de base ligeramente engrosada y raramente decumbente, únicos o con algunas ramas que crecen desde la base, raiz primaria desarrollada, horizontal y con varias raices adventicias; tallos cubiertos de tricomas uniseriados con ápice glanduloso (4-5 células, 3-4 mm de largo) abundantes hacia el ápice y pelos urticantes desde blanquecinos hasta marrón-rojizos, 3-5 mm de largo. **Hojas** opuestas en la base, alternas hacía arriba, las superiores y más jóvenes umbraculiformes o convexas y las inferiores planas o con márgenes ligeramente dirigidas hacia arriba, peciolos de 5-15 cm de largo e insertados casi en el centro del limbo, lámina peltada, suborbicular, 8-15 cm de diámetro, lobada con dos lóbulos desiguales en ambos lados, lóbulos triangulares con base muy ancha, los lóbulos dirigidos hacia atrás, de 1-2,5 cm de largo y 2-3 cm de ancho en la base y los lóbulos laterales de 1,5-4 cm de largo y 2,5-4 cm de ancho en la base, márgenes irregularmente serradas o dentadas, dientes ligeramente mucronulados, lámina glabrescente, con tricomas escábridos y pelos urticantes blanquecinos, escasos y esparcidos en el haz, marrón-rojizos y generalmente limitados a las nervaduras en el envés, de 2-5 mm de largo. **Inflorescencias** terminales, dicasios asimétricos o monocasios, con una sola bráctea recaulescente para cada flor en los paracladios, con 3-7(-8) flores péndulas. **Flores** pentámeras, pedicelos 10-20 mm de largo (durante la antesis), cáliz con tubo turbinado, 8-15 mm de largo, 5-10 mm de ancho en el ápice, completamente cubierto de pelos urticantes, lóbulos triangular-lineares, enteros, 25-31 mm de largo, 8-10 mm de ancho en la base. Pétalos erectos (corola campanulada), ovados, ligeramente cimbiformes o casi planos, carnosos, anaranjados, glabriúsculos o cubiertos con escasos tricomas uniseriados, multicelulares con ápice glanduloso (generalmente en las márgenes y a lo largo de la nervadura central) y tricomas gloquidiados breves en el envés, de 50-55 mm de largo y 25-28 mm de ancho. Androceo de complejos estaminodiales y anteras fértiles. Escama floral anaranjada, ovada en la base y rectángula arriba, 16 mm de largo, 5 mm de ancho, con dos sacos dorsales confluentes de un diámetro de 5 mm y dos alas apicales largas y desiguales 8-10 mm de longitud, presencia de un apéndice dorsal filiforme de tamaño variable que crece entre las alas apicales. Estaminodios 25 mm de largo, ligeramente papilosos, rosado-anaranjados. Estambres en 5 fascículos antepétalos de 10-15, fila-

Fig. 1. *Vasa umbraculifera* Rodríguez & Weigend: A. Base del tallo, r.p. raiz primaria, r.a. raices adventicias; **B.** Inflorescencia; **C.** Hoja; D. Fruto con dehiscencia longitudinal; **E.** Sépalo; **F.** Pétalo; **G.** Escama floral, vista lateral; **H.** Escama floral, vista dorsal; **I.** Estaminodio. (del. de **E.** Rodríguez et al 2172: M, por M. Weigend).



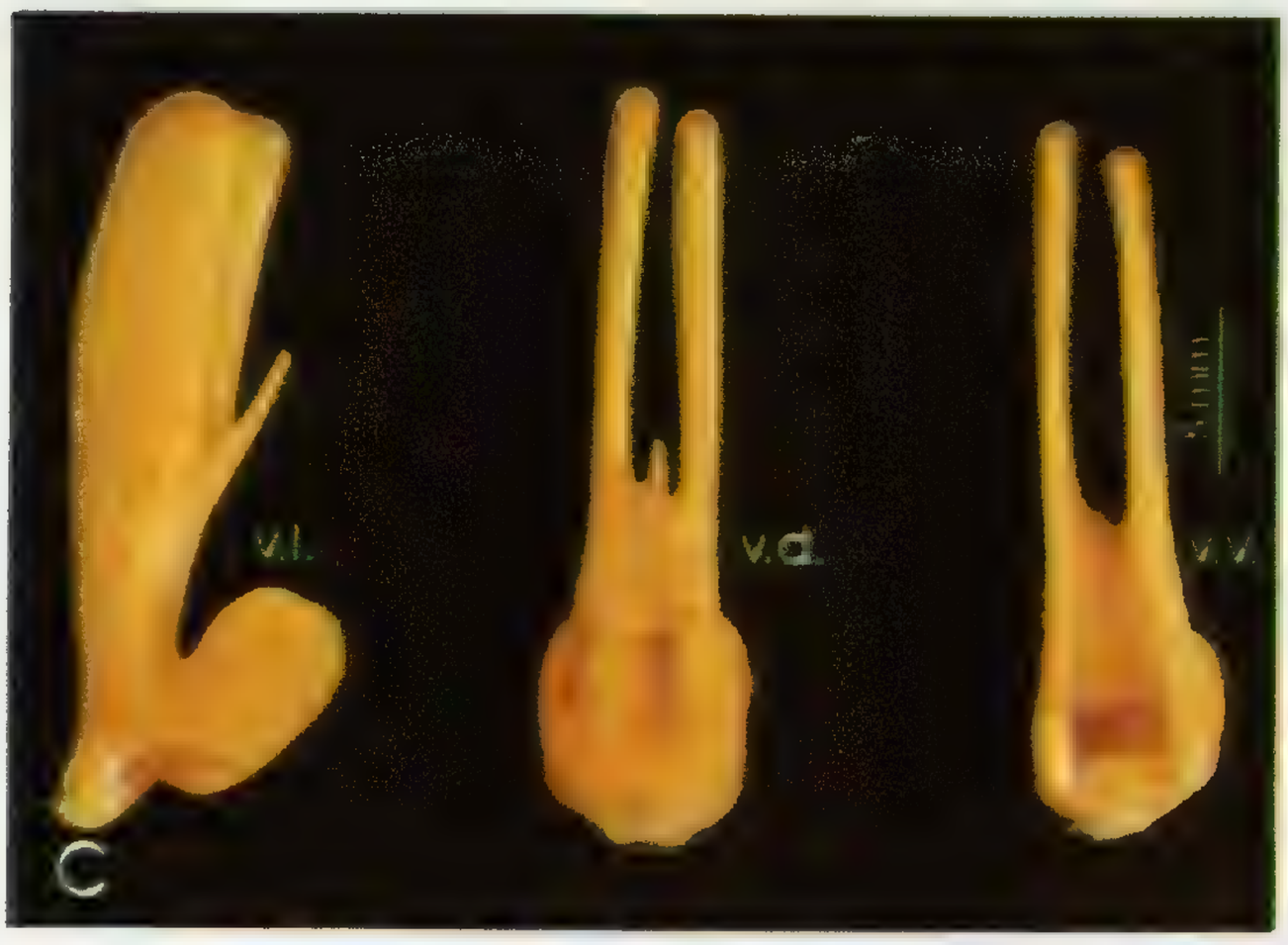


Fig. 2. ***Nasa umbraculifera:*** **A.** Hábito, f.p. flor péndula, c.e. detalle de la carácteristica específica; **B.** Hoja; **C.** Escamas florales, v.l. vista lateral, v.d. vista dorsal, v.v. vista ventral; **D.** Fruto, v.a. vista apical, v.a.l. vista apical lateral, f.i. fruto inmaduro *(*de E. Rodríguez et al. 2169: HUT, excepto f.p. de V. Quipuscoa et al. 1208, holótipo: HUT).

mentos filiformes de 45-48 mm de largo, blanco-cremosos; anteras oblongas, 3 mm de largo, 1,5 mm de ancho, blanco-cremosas cuando jóvenes y gris oscuras o negras al madurar. Estilo filiforme, 45-50 mm de largo, verde-cremoso; ovario turbinado, unilocular, con tres placentas parietales, 6-10 mm de largo, 4,5-7,5 mm de ancho, verde-cremoso. **Cápsula** turbinada, 35-45 mm de largo, 10-15 mm de ancho en el ápice, cubierta de numerosos pelos urticantes marrón-rojizos, dehiscencia con 3 válvulas apicales y una sutura longitudinal. **Semillas** ovoideas, testa marrón oscura o negra, reticulada.

Nombres vulgares: «ishanga», «shanga», «ortiga». Terminología empleada para indicar su naturaleza urticante.

Material adicional examinado:

PERU. Dpto. Amazonas. Prov. Chachapoyas: Distrito Leymebamba, ruta Leymebamba-Laguna de los Cóndores, la cuesta de La Nueva Esperanza (arriba del rio Siogue y ca. 2,5 km de la laguna), 2700-2900 m, 01 febrero 1999, **E. Rodríguez R., L. Montes M., C. Azabache L. & L. Cotrina P. 2169** (HUT); La Atalaya (abajo de La Fila en el lado oriental, alrededores de La Tranca), 3000-3500 m, 01 febrero 1999, **E. Rodríguez R., L. Montes M., C. Azabache L. & L. Cotrina P. 2172** (HAO, HUT, M, MO).

N. umbraculifera es muy distinta de las otras especies de ***Nasa*** del Perú: La combinación de hojas peltadas, un tallo leñoso y pétalos carnosos y casi planos es única en este país. Las especies que comparten estos caracteres son del Ecuador: ***N. modesta***, de Chimborazo, es una planta mucho mas baja (hasta 30 cm de alto) con pétalos subcirculares; ***N. ferox***, de Azuay, también es mas baja (hasta 40 cm de alto) cubierta de pelos urticantes rojos hasta 1 cm de largo y con pétalos subcirculares. ***N. peltiphylla*** distribuida desde Pichincha (Ecuador) hasta Colombia, es la especie mas parecida a ***N. umbraculifera***, compartiendo tanto el tamaño como el hábito arbustivo, pétalos ovados, carnosos, y sépalos muy largos. Sin embargo, esta especie difiere por la presencia de lenticelas negras en el tallo (ausentes en ***N. umbraculifera***), muchas ramas desde la base (mientras ***N. umbraculifera*** es poco ramificada), muy pocos tricomas uniseriados en la inflorescencia (abundantes en ***N. umbraculifera***) y la estructura de sus hojas: Son peltadas en ambas especies, pero el peciolo está situado casi en la margen superior en hojas de ***N. peltiphylla***, mientras se encuentra casi en el centro de la hoja en ***N. umbraculifera***; las brácteas son peltadas en la nueva especie y ovadas en ***N. peltiphylla***.

Distribución y ecología: Hasta ahora es conocida solamente en la ruta de Leymebamba a la Laguna de los Cóndores (desde La Atalaya, localidad del tipo, hasta la cuesta de La Nueva Esperanza), Distrito Leymebamba, Prov. Chachapoyas, Dpto. Amazonas (6°49,056' - 6°51,201'S; 77°40,958' - 77°44,134'W) con un rango altitudinal de 2700-3500 m en las últimas estribaciones andinas nor-orientales e inicios de vegetación andino-amazónica y aparentemente es endémica de esta región. Se encuentra formando pequeñas poblaciones,

pero en general los indivíduos están muy aislados; probablemente por la tala y quema periódica para efectuar y limpiar caminos e invernaderos de ganado mayor han mermado su número. Crece en suelos negros de humificación variable, humedad ambiental elevada (neblina en la mayor parte del año) y siempre está asociada con vegetación herbácea, arbustiva o arbórea: ***Huperzia*** spp. y ***Lycopodium clavatum*** L. (Lycopodiaceae), ***Gentianella*** sp. (Gentianaceae), ***Valeriana*** sp. (Valerianaceae), ***Brachyotum*** sp. (Melastomataceae), ***Jaltomata*** sp. nov. y ***Larnax retifera*** sp. nov. (Solanaceae), ***Rumex*** sp. (Polygonaceae), ***Lupinus*** sp. (Fabaceae), ***Passiflora*** sp. (Passifloraceae), ***Calceolaria*** sp. (Scrophulariaceae), ***Nasa nubicolorum*** sp. nov. «shanga» y ***Klaprothia mentzelioides*** H.B.K. (Loasaceae), ***Ribes macrobothrys*** R. & P. (Grossulariaceae), ***Chusquea*** sp. «suro» (Poaceae), ***Fuchsia*** spp. (Onagraceae), ***Polylepis*** sp. «quinual» y ***Rubus*** spp. «zarzamora» (Rosaceae), ***Gunnera*** sp. (Haloragaceae), ***Weinmannia*** sp. (Cunoniaceae), ***Desfontainia spinosa*** R. & P. (Loganiaceae), ***Mikania*** sp. y ***Senecio*** sp. (Asteraceae), ***Tournefortia polystachya*** R. & P. (Boraginaceae), ***Hedyosmum*** sp. (Chloranthaceae), ***Urtica*** sp. «ortiga negra» y ***Phenax*** sp. (Urticaceae), ***Marchantia*** sp. (Marchantiaceae), diversas especies de helechos arbóreos y herbáceos entre otras. Es una de las especies mas hermosas del área, fácilmente reconocible por su altura, flores anaranjadas, grandes y péndulas, y hojas peltadas suigéneris.

Florece y fructifica durante todo el año.

Etimología: El caracter mas importante del nuevo taxon son las hojas umbraculiformes o en forma de paraguas. Sin embargo, el epíteto específico está referido a la disposición de las hojas superiores, siempre ubicadas por encima de las flores péndulas, lo cual semeja a como se estuviera llevando un paraguas (=***umbraculifera***).

Usos: Utilizada regionalmente al igual que otras Loasáceas urticantes para aliviar casos de artritis, calentar las manos debido al frío invernal y en infusión para enfermedades renales.

Agradecimientos

Agradecemos a las autoridades del Herbarium Truxillense (HUT), Institut für Systematische Botanik der LMU München (Alemania), Herbario Antenor Orrego (HAO), y al proyecto «Centro para la Investigación de la Diversidad Biológica y Cultural de los Bosques Pluviales Andinos» (DIVA) en la persona de la Dra. Inge Schjellerup; por el apoyo y facilidades brindadas en las actividades botánicas de campo. Nuestra gratitud especial a Víctor Quipuscoa, Abundio Sagástegui, Segundo Leiva & María Bejarano; quienes fueron los primeros colectores y nos proporcionaron el material para la descripción de la especie. A la Asociación Peruana para la Conservación de la Naturaleza (APECO-Trujillo, Perú) en la persona de Blga. Margarita Mora por brindarnos parte del apoyo financiero para efectuar otras colecciones de la especie en la ruta Leymebamba-Laguna de los Cóndores (Amazonas). A la familia Ullilén, L. Montes, J. Hidalgo y L. Cotrina quienes con su entusiasmo y asistencia hicieron más fácil nuestro trabajo de campo. Para el Prof. Dr. D. Podlech (Munich) por la ayuda en la diagnosis latina y al Dr. A. Sagástegui por la lectura crítica del manuscrito y valiosas sugerencias.

Literatura citada

Weigend M., E. Rodríguez & N. Dostert. 1998. *Nasa insignis* y *Nasa glandulosissima* (Loasaceae: Loasoideae), dos nuevas especies con hojas peltadas del Norte de Perú. Arnaldoa 5(2):151-157.

Weigend M. 1999. Loasaceae. En: Jørgensen, P.M. & S.Y. León. Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 75: 537-539.

Weigend M. (En prensa). Loasaceae & Gronoviaceae. En: R. Bernal (Ed.). Flora de Colombia. Santa Fé de Bogotá: Instituto Nacional de Recursos Naturales.

Weigend M. (En prensa). Loasaceae. En: G. Harling & L. Andersson. Flora of Ecuador.

Arnaldoa
6(1): 57-60. 1999

Wercklea (Malvaceae): Un nuevo registro para el Perú

HAMILTON BELTRAN
Museo de Historia Natural «Javier Prado», U.N.M.S.M.
Av. Arenales 1256, Apartado 14-0434
Lima, Perú

PERCY NUÑEZ
Universidad Nacional San Antonio Abad
Cusco, Perú.

MAGDA CHANCO
Museo de Historia Natural «Javier Prado», U.N.M.S.M.
Av. Arenales 1256, Apartado 14-0434
Lima, Perú

Resumen

Se presenta al género ***Wercklea*** (Malvaceae) como un nuevo registro para el Perú, colectado en la región amazónica, Dpto. Cuzco, Prov. La Convención, con la especie ***W. ferox*** (Hooker f.) Fryxell.

Abstract

The genus ***Wercklea*** (Malvaceae) is reported for the first time from Peru. A collection representing ***W. ferox*** (Hooker f.) Fryxell was recently discovered in southeastern Amazonian Peru, Dpto. Cuzco, Prov. Convencion.

Introducción

El territorio peruano esta considerado florísticamente como un pais megadiverso, pero poco estudiado, según Brako & Zarucchi hasta 1993, registra 17,143 especies de plantas sólo con flores; esta cifra está incrementándose rápidamente con los nuevos reportes y especies nuevas (Vásquez, 1997; Chatrou, 1998; Beltrán et al., 1999), y está cerca a lo predicho por Gentry en 1980.

Como resultado del proyecto Modelo de Evaluación y Monitoreo de Biodiversidad en el Bajo Urubamba, Cusco-Perú, auspiciado por Smithsonian Institution y Shell Prospecting and Development (Perú) B. V. hemos, encontrado registros interesantes (Alonso et al., 1997,

1998; Nuñez, 1997); en los cuales destacan varias especies cuya distribución septentrional era conocida solo hasta Loreto y San Martín, ej. ***Sciaphila purpurea*** Bentham (Triuridaceae), ***Lacistema macbridei*** Baehni (Lacistemataceae), una especie de ***Urceolina*** de flores amarillas, también especies nuevas de ***Pera*** (Euphorbiaceae) y ***Klarobelia*** (Annonaceae) (L. Chatrou, com. pers.).

De gran relevancia fue el hallazgo de ***Wercklea ferox***, que describimos a continuación:

Wercklea ferox (Hooker f.) Fryxell, J. Arnold. Arbor. 62:464 (1981).

Hibiscus ferox Hooker f., Bot. Mag. 74: Tab. 4401 (1848).- Type: Colombia, near Iratcho, Dec. 1825, *Purdie* s/n. (holotype K).

Arbusto de hasta 4 m de alto, tallos densamente cubiertos de pelos estrellados y presencia de espinas cónicas de 4-8 mm de longitud, 4-6 mm de ancho en la base. **Lámina** de las hojas ampliamente cordiforme, aovada o flabeliforme, de 25-35 cm de largo, 35-45 cm de ancho, irregularmente aserrada en el borde, palmadamente 7-9-nervada, superficie superior con pelos estrellados y pelos simples, con espinas esparcidas entre los nervios, la superficie inferior con pubescencia más densa de pelos estrellados y espinas localizadas sobre los nervios principales y algunos secundarios. **Peciolos** subiguales a las láminas, también con pelos estrellados y espinas como en las láminas. **Estípulas** oblongo-lanceoladas o aovadas, agudas, de 2-5 cm de largo, 0,8-1,2 cm de ancho, con pelos estrellados y pelos simples en las márgenes, decíduas. **Pedicelos** en fascículos axilares (1-) 2-5-floros, más cortos que los peciolos y densamente cubiertos de pelos estrellados, pelos pungentes y espinas. **Brácteas** del involucelo, 4-9, libres, lanceoladas, agudas, 1,5-2,5 cm de largo, 0,4-0,6 cm ancho. **Cáliz** en fruto 8 cm de largo, gamosépalo y espatáceo, fusiforme, inflado y venas sobresalientes, exterior densamente cubierto con pelos pungentes y espinas pequeñas, interior glabro, 5-lobado. **Pétalos** de 6-8 cm de largo, 0,5-1 cm de ancho, amarillos, pilosos. **Columna estaminal** glabra, igual o más corta que los pétalos, con la apariencia de ser exertos por el caracter reflexo de los pétalos. **Estilos** sobresalen del androceo terminado en 5 estigmas capitados purpúreos. **Fruto** cápsula oblonga, glabra, de 2,5-6 cm de largo. Semillas numerosas, de 2,5-3 mm de longitud, uniformemente puberulentas.

Material estudiado:

PERU. Dpto. Cusco. Prov. La Convención: Distrito Echarati, Cashiriari-3 Site Well. En quebrada de rio, afluente del rio Camisea, con pendiente moderada, presencia de cantos rodados, 11°52'57.1 S; 72°30'06.1 W. Arbusto de 3 m de alto, 550 m, 14 setiembre 1998, **H. Beltrán**, **W. Nauray**, **R. de la Colina & J. Tenteyo 3097** (USM, US, F, HAO), 550 m, 1998, **P. Nuñez**, **H. Beltrán**, **W. Nauray**, **R. de la Colina & J. Tenteyo 23921** (USM, US, CUZ).

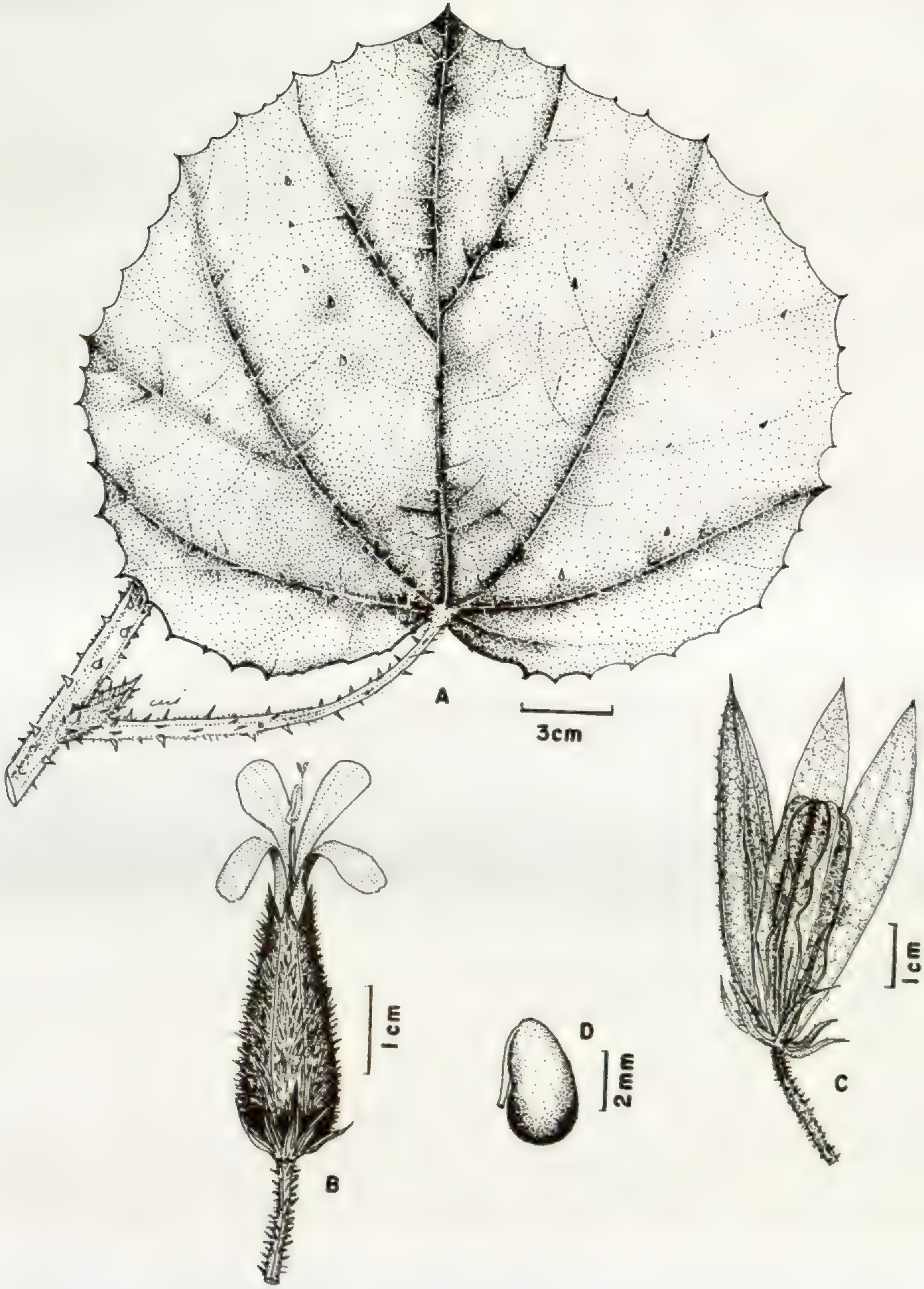


Fig. 1. ***Wercklea ferox*** (Hooker f.) Fryxell: **A.** Rama vegetativa; **B.** Flor; **C.** Fruto removido dos piezas del cáliz; **D.** Semilla (del. de H. Beltrán et al. 3097:USM).

Distribución y ecología: Conocida desde Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia. En el área de colección, vive en quebrada húmeda de bosque colinoso mixto dominado por ***Guadua sarcocarpa*** Londoño & P. Peterson (Poaceae).

Agradecimientos

A Smithsonian Institution, Institute for Conservation Biology SI/MAB Program, en las personas de Francisco Dallmaier y Alonso Alfonso por permitirnos participar en el Proyecto del Urubamba. A Laura Torres por enviarnos material bibliográfico del Field Museum (F) Chicago.

Literatura citada

Alonso A. et al. 1997. Assessment and Monitoring: Vegetation. In Biodiversity Assessment and Long-Term Monitoring Lower Urubamba Region San martin-3 and Casshiari-2 well Sites PHASE II. Edited by Francisco Dallmeier and Alfonso Alonso, pp. 127-136. Smithsonian Institution Washington D.C.

Alonso A. et al. 1997. Assessment and Monitoring: Vegetation. In Biodiversity Assessment and Long-Term Monitoring Lower Urubamba Region PHASE III. Field Report Cashiariari-3 Well Site and the Camisea and Urubamba Rivers. Edited by Alfonso Alonso and Francisco Dallmeier, pp. 31-44. Smithsonian Institution Washington D.C.

Brako, L. & J. L. Zarucchi. 1993. Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. Monographs in Syst. Botany Missouri Bot. Gard. 45:-1286.

Beltrán, H. & R. Foster, A. Galan de Mera. 1999. Adiciones a la Flora Peruana. Candollea. (in press.)

Chatrou, L. 1998. Changing genera. Systematic studies in Neotropical and West african Annonaceae. Herbarium Division, Utrecht University.

Fryxell, P.A. 1981. Revision and expansion of the Neotropical Genus ***Wercklea*** (MALVACEAE). J. Arnold Arb. 62: 457-486.

Fryxell, P.A. 1992. Malvaceae. Flora del Ecuador NE44.

Gentry, A. H. 1980. Conspectus an index to families. Field Mus. Nat. Hist. Bot. New Ser. 5: 1-73.

Nuñez, P. et al. 1997. Flora II: Biodiversity Assessment in the lower Urubamba Region. In Biodiversity Assessment and Long-Term Monitoring Lower Urubamba Region San Martin-3 and Casshiari-2 well Sites PHASE II. Edited by Francisco Dallmeier and Alfonso Alonso, pp. 105-126. Smithsonian Institution Washington D.C.

Vásquez, R. 1997. Flórula de las Reservas Biológicas de Iquitos Perú. Monographs in Syst. Botany Missouri Bot. Gard. 63: 1-1046.

Arnaldoa
6(1): 61-64. 1999

Una nueva especie de *Telipogon* Kunth (Orchidaceae: Telipogoninae) del Perú

DAVID E. BENNETT, Jr.
Francisco Tudela Varela 229
Miraflores, Lima 18, Perú

ERIC A. CHRISTENSON
1646 Oak Street Sarasota,
FL 34236, U.S.A.

Resumen

Se describe e ilustra una nueva especie de ***Telipogon*** Kunth. ***Telipogon sayakoi*** D. E. Benn. & Christenson es una especie hermana de ***T. vampyrus*** Braas & Horich endémica de Costa Rica.

Abstract

A new species of ***Telipogon*** Kunth is decribed and illustrated. ***Telipogon sayakoi*** D. E. Benn. & Christenson is a sister species to the Costa Rica ***T. vampyrus*** Braas & Horich.

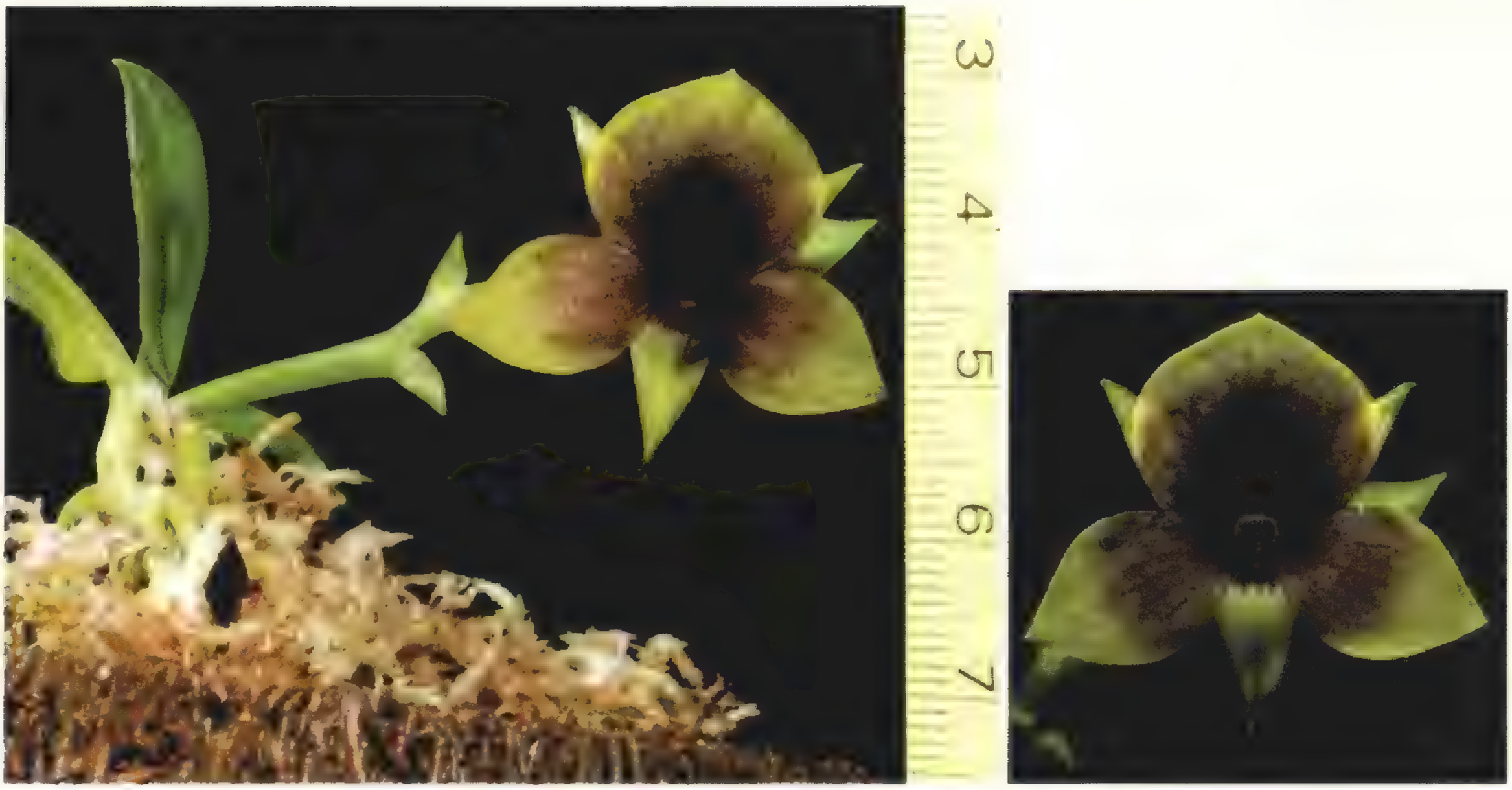
Introducción

El género ***Telipogon*** Kunth esta compuesto de aproximadamente 100 especies nativas en los bosques fríos y mojados del sur de Centro América (Dodson & Escobar, 1987) y en los paises Andinos de América del Sur. Schweinfurth (1961) registró solamente 16 especies en Perú. Con la adición de nuevas especies (Bennett & Fernández, 1992) y nuevos registros, hoy se reconocen 28 especies (Brako & Zarucchi, 1993). En esta oportunidad describimos una especie excepcional con los pétalos y labelo densamente pubescentes.

Telipogon sayakoi D. E. Benn. & Christenson, sp. nov. (Fig. 1)

TIPO: PERU. Dpto. Pasco. Prov. Oxapampa; 2500 m, 27 mayo 1999, Hort, INRENA 008, L. Cristóbal E. ex Bennett 7917 (Holótipo: Herb. Bennettianum).

Species haec ***Telipogon vampyrus*** *Braas et Horich similis sed petalis late ellipticis et labello 11-nervatis differt.*



Miniaturas **epífitas** con varias raíces gruesas y carnosas en la porción basal del tallo. **Tallos** hasta 5 cm de alto. **Hojas** 3-4, oblongo-elípticas, articuladas a las vainas imbricadas conduplicadas, agudas, verde brillantes, coriáceas, 3-5 x 1,0 cm. **Inflorescencia** un racimo pedunculado corto, erecto, el pedúnculo complanado, hasta 5 cm de largo, las brácteas florales ovadas, agudas, 0,6 X 0,3 cm. **Ovario** alargado, trialado arriba, 3,3 cm de largo. **Flores** 3-4 en pronta sucesión, los sépalos verdes claros, los pétalos verde-amarillentos cubiertos basalmente con pelos color borgoña, el callo bajo púrpura con pubescencia corta aterciopelada entre pelos más largos color borgoña, la columna púrpura borgoña, la mitad inferior finamente pubescente, arriba con tres ramilletes densas de cerdas color borgoña oscuro, la antera ocre, el viscidio marrón granate, el estípite hialino, los polinios amarillo-brillantes. **Sépalos** similares, ovados, agudos, cóncavos, filudamente carinados, 3 venas, 1,2 x 0,6 cm. **Pétalos** ligeramente oblicuos, anchamente elípticos, abruptamente agudos, 7 venas, márgenes basales ciliadas, 1,6 X 1,0 cm. **Labelo** sin lóbulos, sesil, transverso, suborbiculado, abruptamente corto-acuminado, 11 venas, márgenes basales ciliadas, 1,4 x 1,6 cm, el callo bajo, convexo, hirsuto y densamente pubescente. **Columna** muy corta y fornida, 0,5 x 0,5 cm, margen del estigma obtuso-redondeada, densamente cubierta con pubescencia corta, el dorso y costados de la columna adornados con tres ramilletes de setas erectas; la **antera** con dos celdas, 0,3 x 0,2 cm; el **polinario** 0,5 cm de largo, el **viscidio** uncinado, 0,3 x 0,04 cm, el **estípite** angostamente lanceolado, márgenes revolutas, 0,3 x 0,04 cm.

Telipogon sayakoi es distinguida de todas las otras especies Peruanas del género por llevar pubescencia en el 1/3-1/2 basal de los pétalos y labelo. Dentro del Perú ***T. sayakoi*** es más similar al poco conocido ***T. gymnostele*** Rchb.f. que se distingue por pétalos con 5 venas y un labelo angosto de 0,8 cm de ancho y 7 venas.

Aunque es similar superficialmente a un número de especies con tallos cortos e inflorescencias cortas de pocas flores, ***T. sayakoi*** es más parecida a la especie costarriqueña

Fig. 1. ***Telipogon sayakoi*** D. E. Benn. & Christenson: **A.** Planta en flor; **B.** Flor con el ovario; **C.** Sépalo dorsal (envés); **C'.** Sépalo dorsal (perfil); **D.** Sépalo lateral; **E.** Pétalo; **F.** Labelo; G. Columna (de frente); **H.** Antera (vista anterior y posterior); I. Polinario (envés), 4 polinios, el estípite y el viscidio en gran aumento; **II.** Polinario (vista anterior y posterior); **J.** Columna, base del labelo, callo y base del pétalo en gran aumento. (del. de Bennet 7917: Herb. Bennettianum, por M. Pastorelli C.).

T. vampyrus Brass & Horich (Braas, 1982). Estas son las dos únicas especies en el género con los pétalos y labelo densamente pubescentes. Los pétalos de ***T. vampyrus*** son lanceolados con los ápices largo-acuminados, con una longitud total hasta 2,5 cm. En contraste, los pétalos de ***T. sayakoi*** son elípticos con ápices agudos abruptos y solamente tienen una longitud de 1,6 cm. Las flores de ***T. sayakoi*** son casi redondas, disimilares a las flores más abiertas de ***T. vampyrus*** en la cual los pétalos son más alargados y aliformes.

Las flores y especialmente el labelo de ***T. vampyrus*** son pigmentados más oscuramente que las de ***T. sayakoi***. El labelo de ***T. vampyrus*** con 15-17 venas es casi totalmente púrpura y con venas púrpuras mas oscuras, mientras el color base del labelo de ***T. sayakoi*** con sólo 11 venas es verde amarillento.

Distribución y ecología: Endémica del bosque de neblina mojado muy fresco. ***Telipogon sayakoi*** es conocida solamente de la colección tipo que floreció desde la última mitad de Abril y todo el mes de Mayo.

Etimología: Nombrada en honor de la Princesa Japonesa Sayako en conmemoración del primer centenario de la llegada al Perú de los primeros emigrantes japoneses.

Agradecimientos

Damos las gracias cortésmente a Lucio Cristóbal E. colector de esta nueva especie intrigante, y especialmente a INRENA por cultivar exitosamente la planta tipo. También agradecemos a Mario Pastorelli C. por la ilustración de la especie.

Literatura citada

Bennet, D. E., Jr. & R. Fernández G. 1992. Four new ***Telipogon*** (Orchidaceae) from the Peruvian Andes. Publ. Mus. Hist. Nat. UNMSM(B) 36:1-11.

Braas, L. A. 1982. Ergänzungen zur Gattung ***Telipogon*** H.B.K. (Orchidaceae). Die Orchidee 33:91-100.

Brako, L. & J. L. Zarucchi. 1993. Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. Monogr. Syst. Bot. 45:1-1286.

Dodson, C. H. & R. Escobar R. 1987. The Telipogons of Costa Rica. Orquideologia 17:3-69, 73-137.

Schweinfurth, C. 1961. ***Telipogon***. In: Orchids of Peru. Fieldiana (Bot.) 30(4):946-958.

Arnaldoa
6(1): 65-74. 1999

Dos nuevas especies de *Jaltomata* Schlechtendal (Solanaceae: Solaneae) del Norte de Perú

SEGUNDO LEIVA GONZÁLEZ
Universidad Privada Antenor Orrego
Trujillo, Perú

THOMAS MIONE
Central Conn. State University
Department of Biological Sciences
Connecticut-USA

Resumen

Se describen e ilustran dos nuevas especies de ***Jaltomata*** Schlechtendal (Solanaceae: Solaneae) procedentes de los Andes del Norte de Perú. ***Jaltomata lezamae*** Leiva & Mione, del departamento de Cajamarca, crece entre los 2300 y 2750 m de elevación. ***Jaltomata salpoensis*** Leiva & Mione, del departamento de La Libertad y Cajamarca, crece desde los 3000 hasta los 3750 m de elevación. Ambas especies son leñosas, presentan flores blancas, corola crateriforme, anteras blanquecinas, vegetan sobre y entre rocas. En el Perú existen aproximadamente 50 especies para este género, siendo la zona norte la que presenta mayor diversidad con cerca de 30 especies incluyendo los últimos hallazgos y casi todas con frutos comestibles.

Abstract

Two new woody species of ***Jaltomata*** Schlechtendal (Solanaceae: Solaneae) from the Andes of northern Peru are described and illustrated: ***Jaltomata lezamae*** Leiva & Mione, of the department of Cajamarca, grows from 2300 to 2750 m of elevation. ***Jaltomata salpoensis*** Leiva & Mione, of the departments of La Libertad and Cajamarca, grows from 3000 to 3750 m de elevation. Both species are woody, have white, crateriform corollas, whitish anthers, and grow on rocks . There are approximately 30 species of this genus in northern Peru, almost all with edible fruit, and approximately 50 ***Jaltomata*** species overall.

Introducción

El género ***Jaltomata*** fue descrito por Schlechtendal en 1838, posteriormente algunas especies fueron tratadas como ***Hebecladus*** creado por Miers en 1845. Hunziker (1979) y Nee (1986), reconocen que ambos géneros deben ser tratados como uno solo, es decir como ***Jaltomata***; trabajos contemporáneos de Davis (1980) y D'Arcy (1986, 1991), sostienen que ambos géneros deben mantenerse independientes; sin embargo Mione (1992) unificó

Hebecladus y ***Jaltomata*** con el epíteto genérico de ***Jaltomata***, siendo ratificado por Mione, Olmstead, Jansen & Anderson en 1994.

Jaltomata (incluyendo ***Hebecladus***) de la Subtribu Solanoideae, Tribu Solaneae, Familia Solanaceae; está representado por unas 39 especies herbáceas o subarbustos plenamente determinadas y publicadas, casi todas con bayas comestibles (Leiva, Mione & Quipuscoa, 1998). Se distribuyen desde el suroeste de los Estados Unidos hasta Bolivia y el norte de Argentina y en las Antillas (Cuba, Jamaica, Haití, República Dominicana, Puerto Rico), con una especie en las islas Galápagos (Mione, Anderson & Nee, 1993; Mione, Olmstead, Jansen & Anderson, 1994; Mione & Coe, 1996). Considerándose que el género tiene dos centros de diversidad: México con unas 10 especies y oeste de Sudamérica con unas 29 especies. En el Perú crecen aproximadamente 50 especies, desde la costa desértica hasta los 4000 m y es la zona norte la que presenta mayor diversidad con cerca de 30 especies, incluyendo los últimos hallazgos y casi todas con frutos comestibles.

Jaltomata se caracteriza por: 1) pedicelos basalmente articulados, 2) filamentos estaminales insertos en la cara ventral de las anteras, 3) ovario con disco nectarífero basal, 4) corola con 5 ó 10 lóbulos y de prefloración valvar y 5) fruto con cáliz acrescente y mesocarpo jugoso. Así mismo, las bayas maduras son consumidas como frutas por los pobladores rurales, las cuales son agradables y exquisitas.

Además de los recientes trabajos taxonómicos acerca de este género en el Perú (Knapp, Mione & Sagástegui, 1991; Mione & Lawrence, 1996; Mione & Leiva, 1997; Leiva, Mione & Quipuscoa, 1998), ahora proponemos y describimos 2 nuevas especies:

1. ***Jaltomata lezamae*** Leiva & Mione, sp. nov. (Fig. 1)

TIPO: PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. Contumazá: Entrada al Bosque Cachil, 2500 m, 16 febrero 1995, **A. Sagástegui & S. Leiva 15524** (Holótipo: HAO; isótipos: CCSU, F).

Herba vel frutex 0,40-0,60(-1) m altus. Folia petiolata, alterna et geminata, ovata, dentata, folii juniores elliptici, integri vel repandi. Inflorescentiae 2(-4) flores axilares; pedunculis 5-6 mm longis, filiformibus, purpureus; pedicelli 8-12 mm longi, glabrescenti vel glabri. Calyx campanulati 8,5-9 mm diametri; tubo 1,8-2 mm longo, 5-lobato; lobula deltoidea, acuta. Corolla alba, cratheriformibus; tubo 6,5-7 mm longo, 8-9 mm diametro, limbo 10-lobato. Stamina 5, ad basim corollatum adnata; filamenta aequales, glabra, inclusa, 2,8-3 mm longa; antherae 1,4-1,5 mm longae et crassae. Ovarium 1,5-2 mm longum, 2,8-3 mm crassum; nectarium manifestum; stylus inclusis, 3,8-4 mm longis; stigma 1,2-1,3 mm diametro. Bacca globosa, viridia vel atro-viridia, 7-9(-10) mm longa, 10-12(-17) mm crassa. Semina 142-149(-171).

Hierba o a veces **arbusto** de 0,40-0,60(-1) m de alto, tallos cilíndricos, fistulosos o compactos, pilosos y glutinosos o a veces glabros, marrones y apicalmente morados. **Hojas**

alternas y geminadas, pecioladas (peciolo de 3-8 cm de longitud), presentan heterofilia, las hojas jóvenes elípticas, enteras o repandas, las adultas ovadas, gruesamente dentadas, agudas en el ápice, truncadas en la base; membranáceas, glabrescentes o glabras en ambas superficies, de 4,2-10 cm de largo por 2-7,5 de ancho. **Inflorescencia** axilar, con 2(-4) flores por nudo; pedúnculos de 5-6 mm de longitud, morados, filiformes, pedicelos de 8-12 mm de longitud, glabrescentes o glabros. Cáliz campanulado, glabro externamente, ciliado internamente, de 8,5-9 mm de diámetro en la antesis; tubo calicino de 1,8-2 mm de largo por 3,5-4 mm de diámetro; 5-lobado, lóbulos deltoideos, agudos, de 2-2,5 mm de largo por 3,4-3,5 mm de ancho. Corola crateriforme, blanca, limbo de 12-13 mm de diámetro en la antesis, tubo corolino de 6,5-7 mm de largo por 8-9 mm

de diámetro; 10-lobada, 5 lóbulos pequeños alternando con 5 lóbulos grandes (3-3,5 mm de largo por 4,3-5 mm de ancho), deltoideos, ciliados en los bordes. Estambres 5, insertos casi en el borde basal del tubo corolino a 1-1,7 mm, filamentos estaminales inclusos, iguales, de 2,8-3 mm de longitud, glabros en toda su longitud; anteras elipsoidales de 1,4-1,5 mm de largo por 1,4-1,5 mm de diámetro. Ovario de 1,5-2 mm de largo por 2,8-3 mm de diámetro, con disco basal nectarífero notorio que ocupa el 50% de la longitud del ovario; estilo de 3,8-4 mm de longitud, incluso; estigma, de 1,2-1,3 mm de diámetro. **Bayas** globosas, achatadas en los polos, verde-oscuras o negruzcas a la madurez, de 7-9(-10) mm de largo por 10-12(-17) mm de diámetro. Cáliz fruticoso persistente, escasamente acrescente, limbo de 13,5-14 mm de diámetro, glabro externamente. **Semillas** numerosas 142-149(-171) por baya.

Material adicional examinado:

PERU. Dpto. Cajamarca. Prov. San Pablo: al sur de San Pablo, 2370 m, 14 abril 1995, **A. Sagástegui, S. Leiva, P. Lezama & R. Veneros 15607** (CCSU, F, HAO); 2300, 28 Mayo 1995, **S. Leiva G. 1732** (CCSU, F, HAO). Prov. Contumazá: entrada al Bosque Cachil, 7E24'03"S-78E46'44'W, 2400 m, 27 abril 1993, **M.O. Dillon, A. Sagástegui, S. Leiva, P. Lezama & P. Chuna 6484** (F, HAO); **6505** (F); **6508** (F, HAO); 2500 m, 13 diciembre 1993, **A. Sagástegui, S. Leiva & P. Lezama 15120** (CCSU, F, HAO); 2500 m, 14 mayo

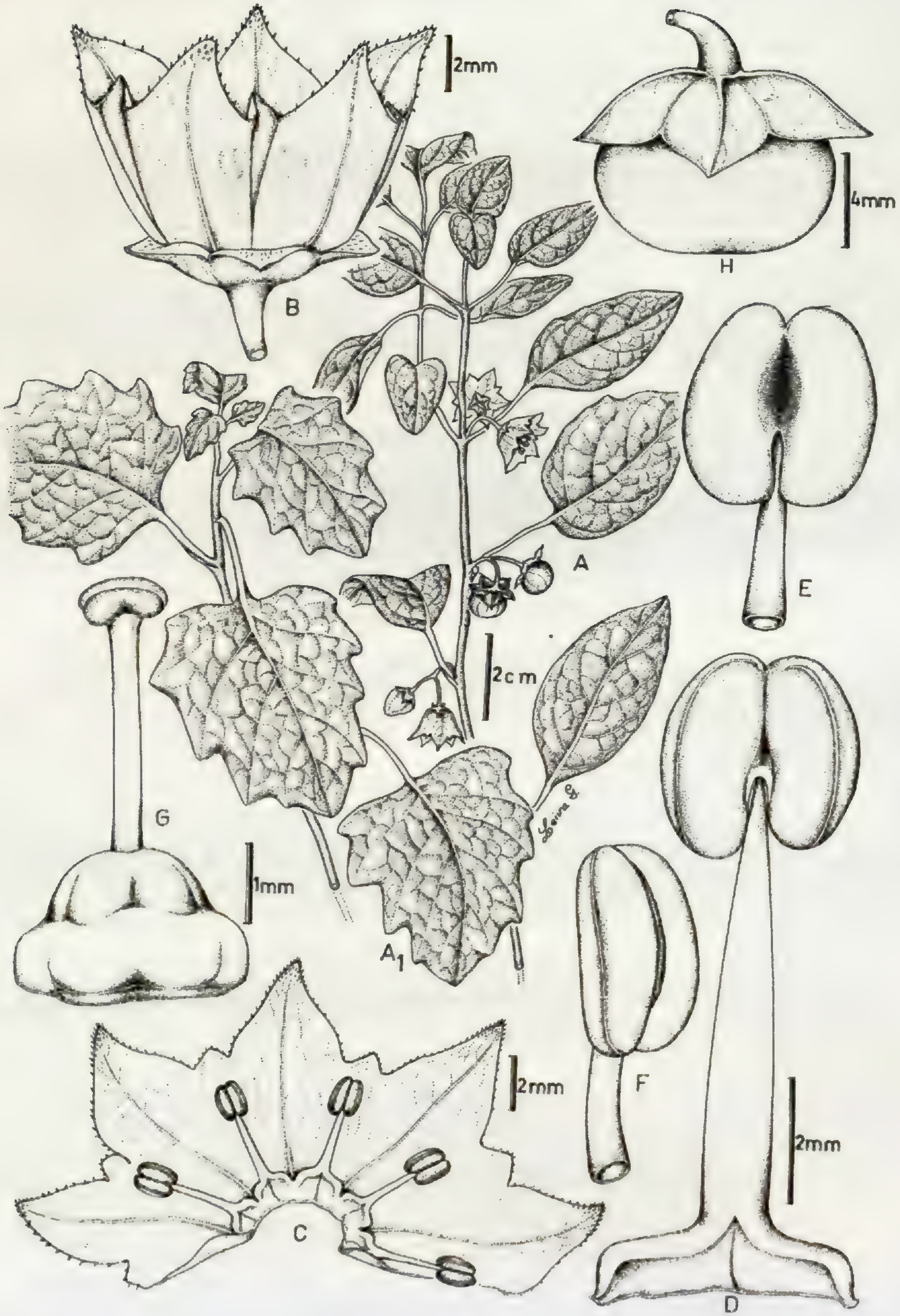


Fig. 1. ***Jaltomata lezamae*** *Leiva & Mione:* **A, A_1**. Ramas floríferas con hojas enteras y dentadas; **B.** Flor en antesis; **C.** Corola desplegada; **D, E, F.** Estambre en vista ventral, dorsal, lateral; **G.** Gineceo; **H.** Baya. (del. de A. Sagástegui et al. 15524: HAO).

1994, **A. Sagástegui, S. Leiva & P. Lezama 15262** (F, HAO); 2400 m, 18 junio 1994 **A. Sagástegui, S. Leiva & P. Lezama 15370** (F, HAO); 2700 m, 26 marzo 1997, **A. Sagástegui, S. Leiva & V. Quipuscoa 16035** (CCSU, F, HAO); 7E24'16"S-78E46'45"W, 16 junio 1999, **S. Leiva, T. Mione & L. Yacher 2355** (CCSU, HAO); **T. Mione, S. Leiva & L. Yacher 655** (CCSU); entrada a Contumazá, 2750 m, 17 junio 1999, **S. Leiva, T. Mione & L. Yacher 2361** (CCSU, HAO); **T. Mione, S. Leiva & L. Yacher 661** (CCSU).

Jaltomata lezamae se relaciona con ***J. salpoensis*** sp. nov. propia de Cerro Quinga (Salpo, Prov. Otuzco) y Cerro Sango (Prov. Santiago de Chuco) por la corola blanca crateriforme, estambres inclusos y anteras blanquecinas pero se deferencia de ella por la corola 10-lobada, filamentos estaminales glabros en toda su longitud, cáliz ciliado interiormente, bayas globosas verde-oscuras o negruzcas a la madurez y la presencia de heterofilia.

Distribución y ecología: Propia de los lugares escarpados y rocosos de los alrededores del Bosque Cachil y de Contumazá (Prov. Contumazá) y de San Pablo (Prov. San Pablo) del Dpto. Cajamarca, entre 2300-2750 m de elevación. Es menos frecuente en el Bosque Cachil y en los alrededores de Contumazá y más abundante en los alrededores de San Pablo. Habita entre y sobre rocas, asociada a plantas de los géneros: ***Aristida*** y ***Melica*** (Poaceae), ***Baccharis*** y ***Verbesina*** (Asteraceae), ***Berberis*** (Berberidaceae), ***Calceolaria*** (Scrophulariaceae), ***Duranta*** (Verbenaceae), entre otras.

Etimología: Dedicamos esta especie al Blgo. M.Sc. Pedro Lezama Asencio, profesor de la Universidad Privada Antenor Orrego de Trujillo, como reconocimiento a su gran interés por el estudio de la diversidad biológica especialmente del Norte de Perú y además por haber participado en nuestras exploraciones botánicas.

Usos: Las bayas maduras son agradables y jugosas, y posiblemente son consumidas por los pobladores de las zonas de colección.

2. ***Jaltomata salpoensis*** Leiva & Mione, sp. nov. (Fig. 2)

TIPO: PERU. Dpto. La Libertad, Prov. Otuzco: Distrito Salpo, Cerro Quinga (al sur-este de Salpo), 3750 m, 01 mayo 1995, **S. Leiva 1724** (Holótipo: HAO; isótipos: CCSU, CORD, F, HUT).

Herba reclinae (20-)30-60 cm longae, caulibus teretibus, glabrus, ad basim fuscus, ad apiceum purpureus. Folia petiolata (petiolis glabris, 1,2-1,3 cm longis), alterna, membranacea, elliptica, integra, basi breviter attenuata vel truncata, apice acuta, utrinque glabra, 3,5-4 cm longa, 1,9-2 cm lata. Inflorescentiae (1-)2-3(-4) flores axilares; pedunculis (2-) 5-7(-10) mm longis, glabris, purpureus; pedicelli glabri, 8-9 mm longi. Calyx plani, 5-lobati; lobula deltoidea, 1,5-2,5 mm longa, 1,3-1,5 mm lata. Corolla alba, cratheriformibus, 10-lobata; lobulis deltoideis, ad marginem ciliatis, 3,5-4 mm longis et crassis. Stamina 5, ad

Fig. 2. ***Jaltomata salpoensis*** Leiva & Mione: **A.** Rama florífera; **B.** Flor en antesis; **C.** Corola desplegada; **D, E, F.** Estambre en vista ventral, dorsal y lateral; **G.** Gineceo; **H.** Baya. (del. de S. Leiva 1724: HAO).

basim corollatum adnata; filamenta aequales, inclusa, 2-2,5 mm longa; antherae 1-1,4 mm longae, 1-1,5 mm crassae. Ovario 1-1,3 mm longo, 1,3-1,4 mm diametro; nectario aurantiaco; stylus viridis, inclusis; stigma ca. 0,8 mm diametro. Bacca globosa, rubo-aurantiaca, 3-5(-7,5) mm longa, 5-6 mm crassa. Semina 16-18(-24).

Hierba postrada de (20-)30-60 cm de longitud. Tallos cilíndricos con lenticelas, compactos, glabros, marrones en la base y morados hacia el ápice. **Hojas** alternas, pecioladas (peciolo de 1,2-1,3 cm de longitud, glabro), láminas elípticas, enteras, membranáceas, agudas en el ápice, truncadas o brevemente atenuadas en la base, glabras en ambas superficies, de 3,5-4 cm de largo por 1,9-2 cm de ancho. **Inflorescencia** axilar, con (1-)2-3(-4) flores por nudo; pedúnculos lustrosos, morados, glabros, de (2-)5-7(-10) mm de longitud; pedicelos lustrosos, morados, glabros de 8-9 mm de longitud. Cáliz aplanado, glabro, lustroso, verde o morado, limbo de 5-6 mm de diámetro en la antesis; 5-lobado, lóbulos deltoideos de 1,5-2,5 mm de largo por 1,3-1,5 mm de ancho. Corola crateriforme, blanca, ligeramente lilacina por fuera cuando jóven y en la base interna lila en la antesis, limbo de 10-11 mm de diámetro en la antesis; 5-lobada,lóbulos deltoideos, ciliados en los bordes, de 3,5-4 mm de largo por 3,5-4 mm de ancho; tubo de 3-3,4 mm de largo por 7-7,5 mm de diámetro. Estambres 5, insertos casi en el borde basal del tubo corolino a 0,5 mm; filamentos estaminales inclusos, con la base morada y cubiertos por pelos transparentes en un 40-50% de su longitud, de 2-2,5 mm de longitud; anteras elipsoidales, de 1-1,4 mm de largo por 1-1,5 mm de diámetro. Ovario de 1-1,3 mm de largo por 1,3-1,4 mm de diámetro, con disco basal nectarífero anaranjado que ocupa el 25-30% de la longitud del ovario; estilo verde-claro, de 2,5-2,8 mm de longitud, incluso; estigma verde-oscuro de ca. 0,8 mm de diámetro. **Bayas** globosas, achatadas por los polos, anaranjado-rojisas a la madurez 3-5 (-7,5) mm de largo por 5-6 mm de diámetro; cáliz fruticoso plano horizontal y lóbulos reflexos, no acrescente, de 6-7 mm de diámetro, glabro. **Semillas** 16-18(-24) por baya.

Material adicional examinado:

PERU. Dpto. La Libertad. Prov. Otuzco: Distrito Salpo, Cerro Quinga, 3750

m, 8E4'5"S-78E34'36"W, 11 junio 1999, **S. Leiva, T. Mione & L. Yacher 2334** (CCSU, CORD, F, HAO); **T. Mione, S. Leiva & L. Yacher 639** (CCSU). Prov. Santiago de Chuco, Cerro Sango (Shorey-Motil), 3700 m, 29 mayo 1996, **S. Leiva & P. Lezama 1837** (CCSU, CORD, HAO, HUT, USM); 3700 m, 7E59'47"S-78E25'33"W, **S. Leiva, T. Mione & L. Yacher 2349** (CCSU, CORD, HAO, HUT). Dpto. Cajamarca. Prov. Contumazá: Abajo del Pozo Kuán, 3600 m,o1 junio 1990, **A. Sagástegui, S. Leiva, C. Sagástegui, T. Saldías & C. Tirado 14402** (HAO, F); Alrededores de pampa de La Sal, 3700 m, 5 abril 1996, **S. Leiva & A. Sagástegui 1832** (HAO, F).

Jaltomata salpoensis es similar a ***J. lezamae*** S. Leiva & Mione que habita en la entrada al Bosque Cachil y alrededores de Contumazá (Prov. Contumazá) y de San Pablo (Prov. San Pablo), ambas en el Dpto. Cajamarca; por la corola blanca crateriforme, estambres inclusos y anteras blanquecinas, pero se diferencia de ella por la corola 5-lobada, los filamentos estaminales con pelos transparentes, cáliz aplanado, estilo corto, las hojas todas elípticas, lustrosas y glabras y además las bayas anaranjadas a la madurez.

Distribución y ecología: Vegeta en el Cerro Quinga (al sur este de Salpo), Prov. de Otuzco y en el Cerro Sango (ruta Shorey-Motil), Prov. Santiago de Chuco ambas en el Dpto. La Libertad y también en los alrededores del Pozo Kuán y Pampa de La Sal, Prov. Contumazá en el Dpto. Cajamarca; más o menos a los 3750 m de elevación, habita entre rocas, asociada con: ***Alonsoa meridionalis*** (L.f.) Kuntze, ***Calceolaria utricularioides*** Bentham (Scrophulariaceae); ***Astragalus*** sp. (Fabaceae); ***Baccharis*** sp., ***Barnadesia*** sp. (Asteraceae); ***Centropogon*** sp. (Campanulaceae), ***Puya raimondii*** Harms (Bromeliaceae); ***Stipa ichu*** (R.&P.) Kunth (Poaceae) entre otras.

Etimología: Es un placer perennizar el nombre de Salpo, tierra natal del primer autor.

Agradecimientos

A las autoridades de la Universidad Privada Antenor Orrego de Trujillo, por su constante apoyo y facilidades para la realización de las exploraciones botánicas. A La Red Latinoamericana de Botánica (RLB) por la beca a S. Leiva para el viaje al Museo Botánico de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, para realizar estudios de perfeccionamiento en la Familia Solanaceae, bajo la tutoría del especialista Prof. Gabriel Bernardello, y a la National Geographic Society por la beca # 6008-97 a T. Mione para efectuar estudios botánicos en Sudamérica. Al Dr. Michael O. Dillon del Field Museum of Chicago, USA por sus valiosas sugerencias, al Dr. Abundio Sagástegui Alva, profesor de la Universidad Privada Antenor Orrego, por las diagnosis latinas y sus invalorables consejos y al Blgo. Eric Rodríguez R. del herbario HUT de la Universidad Nacional de Trujillo por su permanente apoyo en la elaboración del manuscrito.

Literatura citada

D'Arcy, W. G. 1986. The Genera of Solanaceae and their types. Solanaceae Newsletter 2(4):10-33.

_____. 1991. The Solaceae since 1976, with a Review of its Biogeography. *In* J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee and N. Estrada (eds.). Solanaceae III. Taxonomy, Chemistry, Evolution. pp. 75-137. The Royal Botanic Gardens Kew, Richmond. Surrey, UK for The Linnean Society of London.

Davis, T. IV. 1980. The generic relationship of ***Saracha*** and ***Jaltomata*** (Solanaceae: Solaneae). Rhodora 82:345-352.

Hunziher, A. T. 1979. South American Solanaceae: a Synoptic Survey. *In* J. G. Hawkes, R. N. Lester and A. D. Shelding (eds.). The Biology and Taxonomy of the Solanaceae. pp. 49-85. Linnean Society Symposium Series NE 7 Academic Press, London and New York.

Leiva, S., T. Mione and **V. Quipuscoa**. 1998. Cuatro nuevas especies de ***Jaltomata*** Schlechtendal (Solanaceae: Solaneae) del Norte de Perú. Arnaldoa 5(2):179-192.

Knapp, S., T. Mione and **A. Sagástegui.** 1991. A new species of ***Jaltomata*** (Solanaceae) from northwestern Peru. Brittonia 43(3):181-184.

Mione, T. 1992. Systematics and evolution of ***Jaltomata*** (Solanaceae) Ph.D. dissertation, University of Connecticut. Storrs, CT.

_____ **& F. G. Coe.** 1992. Two new combinations in peruvian ***Jaltomata*** (Solanaceae). Novon 2:383-84.

_____, **J. Anderson & M. Nee.** 1993. ***Jaltomata*** I: circunscription, description and new combinations for five South American species (Solaneae, Solanaceae). Brittonia, 45(2):138-145.

_____, **R. C. Olmstead, R. Jansen & G. Anderson.** 1994. Systematic implications of chloroplast DNA variation in ***Jaltomata*** and selected physaloid genera (Solanaceae). American Journal of Botany 81(7):912-918.

_____ **& A. C. Lawrence.** 1996. ***Jaltomata sagastegui*** and ***Jaltomata cajamarca*** (Solanaceae), two new shrubs from Northern Peru. Novon 6:280-284.

_____ **& S. Leiva.** 1997. A new Peruvian species of ***Jaltomata*** (Solanaceae) with Blood-Red Floral Nectar. Rhodora 99(900):283-286.

Nee, M. 1996. Solanaceae I. Flora de Veracruz, fascículo 49. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México.

Arnaldoa
6(1) 75-85. 1999

Estudio anatómico de plantas altoandinas. Adaptaciones morfoanatómicas de *Senecio sublutescens* Cuatrecasas

CARMEN TAMARIZ A.
MERCEDES FLORES P.
Laboratorio de Taxonomía y Anatomía Vegetal.
Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM)
Lima, Perú

Resumen

Este trabajo es un estudio detallado de las características morfológicas y anatómicas de la hoja, el tallo, el tallo postrado y la raíz de ***Senecio sublutescens*** Cuatrecasas (Senecioneae, Asteraceae). Se encontró que la especie muestra caracteres morfoanatómicos que reflejan su adaptación a ambientes andino-xeromórficos : hoja con estivación revoluta, cutícula y paredes celulares engrosadas, densa pubescencia, hoja hipostomática con abundantes estomas, mesófilo isobilateral en empalizada entre otras características.

Abstract

This paper deals with a study of the morphological and anatomical features of leaf, stem, postrate stem and root in ***Senecio sublutescens*** Cuatrecasas (Senecioneae, Asteraceae). It has found that this species shows morphoanatomic characters that reflect its adaptation to Andean-xeromorphic environments : rolled leaf, thick cuticle and cellular walls, dense pubescence, hipostomatic leaf with high stomatal frequency, isobilateral pallisade mesophyll as well as other features.

Introducción

La familia Asteraceae tiene una amplia distribución geográfica y está constituída mayormente por plantas herbáceas, sin embargo también incluye algunos tipos leñosos y arbóreos. La anatomía de esta familia está directamente relacionada con el hábito y se observa la existencia de especialización ecológica (Metcalfe y Chalk, 1950).

El género ***Senecio*** L. *sensu stricto*, comprende hierbas anuales o perennes, sufrútices, arbustos o arbolillos. En el Perú hallamos éste género distribuido desde los 0 hasta por encima de los 5000 m.s.n.m. y comprende ~175 especies (Brako & Zarucchi, 1993).

En el Parque Nacional Huascarán, dentro de la familia Asteraceae, ***Senecio*** es el

género que alcanza la mayor diversidad específica (Smith, 1988)

Senecio sublutescens Cuatrecasas, es una planta sufrútice; endémica de los Dptos. de Ancash y Lima (Brako & Zarucchi, l.c.). La planta estudiada fue colectada sobre los 5000 m.s.n.m. en la Quebrada Pachacoto, Parque Nacional Huascarán, Ancash.

El interés por el estudio de ***Senecio sublutescens*** fue conocer su estructura anatómica y poder identificar los puntos de especialización estructural que le permite vivir en condiciones microclimáticas altoandinas que se encuentran a partir de los 4500 m.s.n.m.. Las condiciones incluyen variaciones extremas de temperatura entre el día y la noche, baja presión atmosférica, frecuentes heladas, intensa radiación solar, fuertes vientos, sequía, suelos frios, un ciclo de congelamiento y derretimiento del hielo sobre el suelo y poca disponibilidad de nutrientes debido a la baja descomposición orgánica (Smith, l.c.)

Material y métodos

El material estudiado fue colectado en la Quebrada Pachacoto, en los alrededores del Nevado Pastoruri, Parque Nacional Huascarán, a 5 000 m.s.n.m, en abril de 1996 momento en el que se encontraba en floración, por Tamariz, s/n (MOL). La determinación taxonómica se realizó en el herbario MOL de la UNALM. Se separaron tallos, tallos postrados, raíces y hojas que se preservaron en alcohol al 70%. Los cortes fueron hechos a mano alzada incluyendo en médula de hinojo, teñidos con safranina (Sánchez, E., 1971) y con lugol, y montados con glicerina para luego efectuar las observaciones. Las dibujos fueron hechas con un microscopio Leitz Wetzlar con cámara lúcida , ocular 10X y objetivos 4X, 10X y 20X.

Observaciones

HOJA

Morfología .- Las hojas son sésiles, ascendentes y semiadpresas al tallo, lanceoladas, conspícuamente tri-nervadas y con estivación revoluta (Fig. 1A,C,D). El tamaño de una hoja madura varía de 3,5 - 5,0 cm de long. y de 0,6 - 0,8 cm de lat.. Toda la hoja está cubierta de una pubescencia ebúrneo o gríseo - lanosa.

Anatomía .- **Epidermis** , adaxial y abaxial, con cutícula gruesa. Las células epidérmicas de la superficie adaxial son más grandes que las de la superficie abaxial y la cutícula es ligeramente más gruesa (Fig. 2).

Presenta dos tipos de tricomas : simples y glandulosos. Los tricomas simples tienen un pie corto, multicelular y uniseriado, formado por 4 células pequeñas con protoplastos densos; sobre éste se prolonga una célula muy larga sin protoplasto (Fig.3A).

Los tricomas glandulosos son multicelulares, tienen un pie uniseriado de 6-9 células y cabeza glandular grande, formada por 4-5 células de protoplastos densos y oscuros (Fig.3B).

Los tricomas glandulosos son escasos mientras que los pelos simples son abundantes, delgados y mucho más largos (Fig.3).

La hoja presenta anatomía isobilateral o equifacial, el mesófilo es casi homogéneo y está conformado por 6-8 capas de células en empalizada; las 3 primeras capas desde la superficie adaxial hacia la abaxial, son compactas y las siguientes están separadas por escasos espacios intercelulares, manteniendo completamente el orden. Los estomas son abundantes y se ubican sólo en la superficie abaxial, por lo tanto, se trata de una hoja hipostomática (Fig.2).

Los haces vasculares son de tipo colateral. En el caso del haz central está rodeado por parénquima incoloro isodiamétrico, que se prolonga hasta las epidermis abaxial y adaxial. Relacionado con el haz conductor central y separado del floema por dos capas de parénquima, se ubica un canal esquizógeno. Este se encuentra tapizado por células glandulares que tienen protoplastos densos (Fig. 2). Las paredes celulares que limitan con la cavidad están más engrosadas. Esta cavidad está rodeada de 3 capas de parénquima incoloro hacia el haz conductor y dos capas de colénquima angular con cloroplastos hacia la superficie abaxial. Cada haz conductor tiene un canal secretor relacionado a él. En el mesófilo también se observa algunos canales esquizógenos no asociados a un haz conductor.

TALLO

Morfología.- ***Senecio sublutenscens*** es una sufrútice, postrado - ascendente, los tallos son cilíndro-aristados; están cubiertos por un indumento de pelos simples similar al de las hojas (Fig. 1A).

Anatomía.- La sección del tallo examinado tiene 0, 4 -0,6 cm de diámetro. Los cortes fueron realizados en el tercio medio del tallo maduro y a nivel del entrenudo, y muestra la siguiente estructura:

La **epidermis** tiene una cutícula bastante gruesa. La pared celular tiene engrosamiento primario heterogéneo, es decir es bastante gruesa hacia el exterior y delgada al interior, además las paredes anticlinales son delgadas. En el tallo se presentan sólo tricomas simples, que se diferencian a los de la hoja porque la prolongación unicelular , larga, delgada y muerta en la hoja, se presenta multicelular en el tallo (Fig.3C). La **hipodermis** es una sóla capa celular (Fig.4), estas células son más largas y anchas que las de la epidermis, el protoplasto es bastante denso y tiene cloroplastos. Las paredes presentan un engrosamiento primario heterogéneo, las paredes anticlinales son delgadas mientras que las paredes periclinales son gruesas.

La **corteza**, tiene aristas, las cuales están formadas por colénquima angular (5-7 capas), las primeras capas presentan cloroplastos. A continuación se ubican los canales esquizógenos, que hacia el interior están rodeados por fibras de esclerénquima, algunas de estas células conservan sus protoplastos. Las fibras se presentan rodeando asimétricamente

el canal; además el canal está relacionado con el floema del haz conductor (Fig.4).

El **cilindro vascular**, es de carácter secundario, conformado por el floema secundario, cámbium vascular continuo y el xilema secundario. Se pueden reconocer aún los elementos del xilema primario. Los radios del xilema tienen 4-6 hileras de células de ancho y hay presencia de fibras, las cuales aún conservan el protoplasto (Fig.4).

La **médula** está formada por parénquima incoloro de células grandes, isodiamétricas, de las cuales, las células mas externas son esclereidas (Fig.4).

TALLO POSTRADO

Morfología.- A diferencia del tallo, éste muestra una superficie glabrecente oscura, con numerosos nudos de donde brotan los tallos ascendentes y escasas raíces adventicias.

Anatomía.- La sección del tallo examinado fue de un diámetro 0,7 cm. En estructuras jóvenes, se observa que mantienen la epidermis con tricomas glandulosos, similares a los de la hoja. No se observaron tricomas simples. Los tallos maduros tienen peridermo. En éste se pueden diferenciar las células del súber aún con paredes delgadas, el felógeno en división y hacia el interior y una a dos capas de felodermo. Por dentro del felodermo se encuentra el parénquima cortical, con capas externas en división anticlinal, está compuesto por células grandes, isodiamétricas, de paredes delgadas y escasos espacios intercelulares, algunas de éstas células han lignificado sus paredes. Dentro del parénquima y en el límite con el cilindro vascular se encuentran canales esquizógenos, que hacia el floema se encuentran rodeados por fibras. Otros canales están asociados al floema y carecen de fibras. El cilindro vascular es similar al del tallo. La médula está formada por parénquima incoloro de células grandes e isodiamétricos, que se acomodan sin dejar espacios intercelulares.Al igual que en el tallo se observan esclereidas, las cuales tienen punteaduras simples.

RAÍZ

Morfología.- Las raíces observadas fueron las adventicias, éstas brotan de los nudos inferiores. Son muy finas, superficiales y escasas.

Anatomía.- La sección transversal corresponde a una raíz de de 0,2- 0,3 cm de diámetro. La raíz tiene desarrollo primario, presenta una capa de rizodermis, cuya pared externa es gruesa y se tiñe con safranina , probablemente debido a la suberificación. Debajo de la rizodermis se ubican tres capas de células grandes y cúbicas, ordenadas sin espacios intercelulares, las cuales constituirían la exodermis.

El parénquima cortical esta formado por 4 capas de células isodiamétricas con espacios intercelulares . Por debajo de éste, se ubica la endodermis con bandas de Caspary poco

evidentes, seguida por el periciclo. El xilema primario en algunas raíces es tetrarco, mientras que en otras es pentarco.

Discusión

Las observaciones realizadas muestran que ***Senecio sublutescens*** Cuatr. tiene características morfoanatómicas andino - xeromórficas que se asocian a la presencia de una densa pubescencia, cutícula y paredes celulares engrosadas en la epidermis e incremento del parénquima en empalizada en la hoja, entre otras características que detallaremos a continuación.

S. sublutescens tiene hojas con estivación revoluta, característica que la protege de la excesiva transpiración (Bidwell, 1993; Cabrera, 1968; Fahn, 1978) , ya que la cripta formada por el enroscamiento genera una mayor humedad en la superficie abaxial (Cabrera, l.c.).

El grosor de la cutícula depende del medio ambiente (Esau, 1977). En ***S. sublutescens*** probablemente la cutícula gruesa cumple función protectora contra la excesiva evaporación y pérdida de agua (Bidwell, l.c.; Cabrera,l.c., Weaver y Clements, 1973) causada por la baja presión atmosférica , intensa iluminación y fuertes vientos. Además ésta pueden atenuar la excesiva radiación UV, debida a la alta intensidad solar (Bidwell,l.c.; Lee y Lowrey, en Smith l.c.). Otra característica xeromórfica es el engrosamiento de las paredes celulares (Weaver y Clements, l.c.) , carácter que se observa en todas las paredes externas de la epidermis de ***S. sublutenscens***.

Metcalfe y Chalk, (l.c.); reportan tricomas glandulares y no glandulares para las Asteracéas, los cuales tienen considerable valor taxonómico. Para ***Senecio*** describen tricomas no glandulares uniseriados similares a los observados en ***S. sublutescens***.

Hare (en Metcalfe y Chalk , l.c.) señala que una densa cubierta de pelos está asociada a condiciones de altura en especies arbóreas de ***Senecio*** del Kilimanjaro. El indumento lanoso constituye una protección contra la intensa radiación solar reflejándola como señalan Johnson, Smith y Young (en Smith, l.c.). En ***S. sublutenscens*** probablemente junto con la cutícula y paredes celulares gruesas cumplen la función de protección contra los rayos UV.

Además dicha pilosidad le proporcionaría protección contra los cambios bruscos de temperatura (Daubenmie y Herberg, en Cabrera l.c.). Meinzer y Goldstein (en Smith, l.c.) describen el indumento lanoso como una capa límite que permite a la planta incrementar la temperatura reduciendo las pérdidas de calor convectivas y evaporativas.

Los tricomas glandulosos tienen una amplia variedad de formas en las Asteráceas (Metcalfe y Chalk, l.c.), así en ***S. sublutescens*** los tricomas glandulosos presentan pies uniseriados, y cabezas pluricelulares.

Metcalfe y Chalk, (l.c).; mencionan que las hojas de las Asteráceas son generalmente dorsiventrales, sin embargo muchas exhiben especializaciones ecológicas, por lo que el mesófilo para la familia es muy variable. El mesófilo de ***S. sublutescens*** es isobilateral conformado completamente por células en empalizada, así como en ***S. magnificus*** F. v.

Muell (Metcalfe y Chalk, l.c.). El aumento de capas en empalizada y la reducción de espacios intercelulares es propio de plantas con adaptaciones alpinas y xeromórficas debido a la alta eficiencia fotosintética de este tipo de células(Bidwell, l.c.; Cabrera, l.c.; Essau, l.c.; Fahn, l.c.; Weaver y Clements, l.c.; Metcalfe & Chalk, 1983); pero también éste parénquima podría haberse desarrollado por la disposición de las hojas en el tallo. En este último caso las hojas ascendentes y semiadpresas, como las de ***S. sublutescens***, son una adaptación relacionada con la captura y mantenimiento de la humedad (Cabrera, l.c.; Jensen y Salisbury, l.c.; Smith, l.c.), y resistencia a los elevado efectos de la alta radiación (Vickery, 1991).

Metcalfe y Chalk (1950) señalan la presencia constante de canales secretores en el género ***Senecio***, carácter observado en el mesófilo y corteza de los tallos y tallos postrados de ***S. sublutescens*** . Solereder (en Metcalfe y Chalk, 1950) señala que el número y la distribución de los canales, especialmente en los tallos tienen valor taxonómico para la determinación del género dentro de las Asteráceas.

Respecto a las adaptaciones anatómicas del tallo, éste presenta epidermis con pelos simples (descritos y discutidos para la hoja). La hipodermis y las primeras capas de corteza (colénquima) con cloroplastos constituyen adaptaciones en plantas de puna, a los que se suma la ausencia de parénquima cortical (Cabrera, l.c.) y la presencia de colénquima cortical bien desarrollado, caracteres que han sido observados en ***S. sublutenscens*** y que son propios de plantas que crecen en condiciones de fuertes vientos (Jensen- Salisbury, l.c.).

La presencia de esclereidas ha sido reportada previamente en Asteráceas para el género ***Baccharis*** (Quentin, en Metcalfe y Chalk, 1950). Cabrera (l.c.) hace notar que hay aumento de esclereidas en los tallos y hojas de plantas altoandinas, característica que en ***S. sublutenscens*** es observada a nivel de tallos y tallos rastreros o basales.

Los tallos rastreros o basales no tienen almidón como material de reserva, probablemente éste se almacena de otra forma. Sin embargo éstos le permiten tener una reproducción vegetativa, ventaja adaptativa para las plantas altoandinas debido a la dificultad del establecimiento y sobrevivencia de las semillas bajo sus condiciones de vida (Smith, l.c.).

Las raíces poco desarrolladas y casi superficiales probablemente le permite aprovechar con más facilidad el agua de la superficie del suelo (Cabrera, l.c.), además la epidermis gruesa y suberificada le otorga resistencia a la pérdida de agua. Pero también podría deberse a las condiciones frías del suelo (Smith, l.c.).

Agradecimientos

Queremos expresar nuestro especial agradecimiento al Bach. Arturo Granda P. por la determinación taxonómica de la especie y al Técnico del Lab. de Anatomía de la Madera, Sr. Manuel Gonzales gentil por su ayuda en la toma de las microfotografías para la elaboración de diapositivas.

Literatura Citada

Bidwell, R. 1993. Fisiología Vegetal. 1ra edición en español. Cap. 14 , 28. AGT . Mexico.

Brako, L. and J. L. Zarucchi. 1993. Catalogue of The Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 45. 1286pp.

Cabrera, A.1968. Ecología Vegetal de la Puna. En: Colloquium Geographicum. C. Troll, H. Hahn, W. Kuls, W. Lauer (Eds.). Geo-Ecología de las Regiones Montañosas de las Américas Tropicales. 9: 91-116.

Fahn, A. 1985. Anatomía Vegetal. 599pp. Pirámide. Madrid.

Essau, K. 1977. Anatomy of Seed Plants. 550 pp. John Wiley & Sons. USA.

Jensen, W. H. and F. B., Salisbury. 1988. Botánica. 2da. Edición. pp. 176, 230. Mc.Graw-Hill. Mexico.

Metcalfe, C. and L. Chalk. 1950. Anatomy of Dicotyledons: leaves, stem, and wood in relation to taxonomy. Vol II. pp. 783 - 802 . Clarendon Press . Oxford. 1ra. Edición.

Metcalfe, C. and L. Chalk. 1979. Anatomy of the Dicotyledons. Vol I, 276 pp. Oxford University Press, New Irle.

Metcalfe, C. and L. Chalk. 1983. Anatomy of the Dicotyledons. Vol II, pp.127-156. Oxford University Press, New Irle.

Sanchez, E.. 1971. Anatomía foliar de los ***Chlorideae*** (Graminae) argentinas. *Kurtziana* 6 : 103 - 218.

Smith, D. 1988. Flora and Vegetation of The Huascaran National Park, Ancash, Peru, with Preliminary Taxonomic Studies for a Manual of the Flora. 281pp. Unpublished Ph.D. dissertation, Iowa State Univ. , Ames, IA.

Vickery, M. 1991. Ecología de Plantas Tropicales. 1ra reimpresión. pp. 97, 103. Limusa. Mexico.

Weaver, John E. and Frederic E., Clements. 1973. Plant Ecology. 2da. edición. pp.384 - 450. Tata Mac. Graw-Hill Book Company Inc. New Dehli.

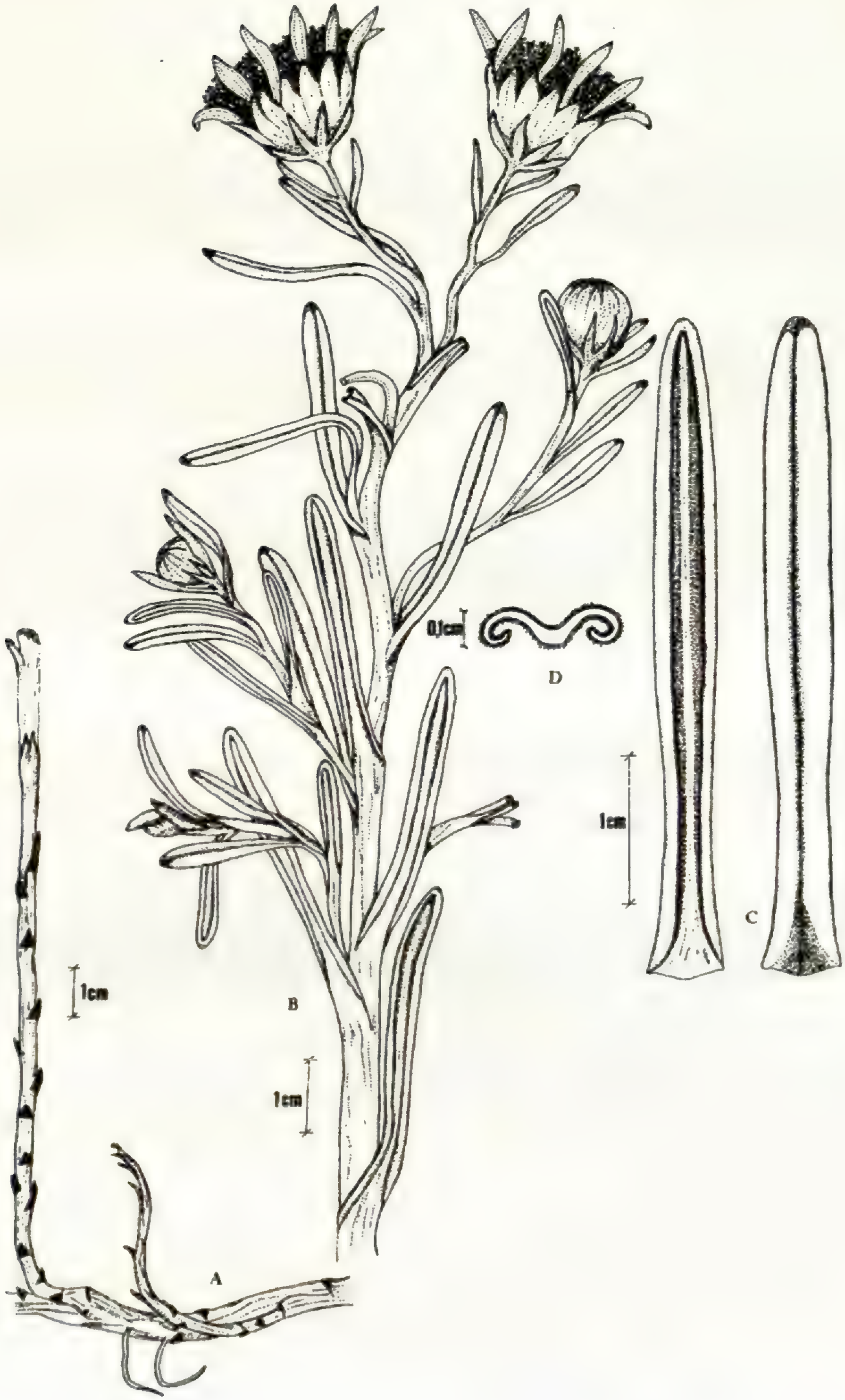


Fig. 1. ***Senecio sublutescens*** Cuatr. **A**, Tallo postrado; **B**, Tallo aéreo; **C**, Detalle de la hoja;

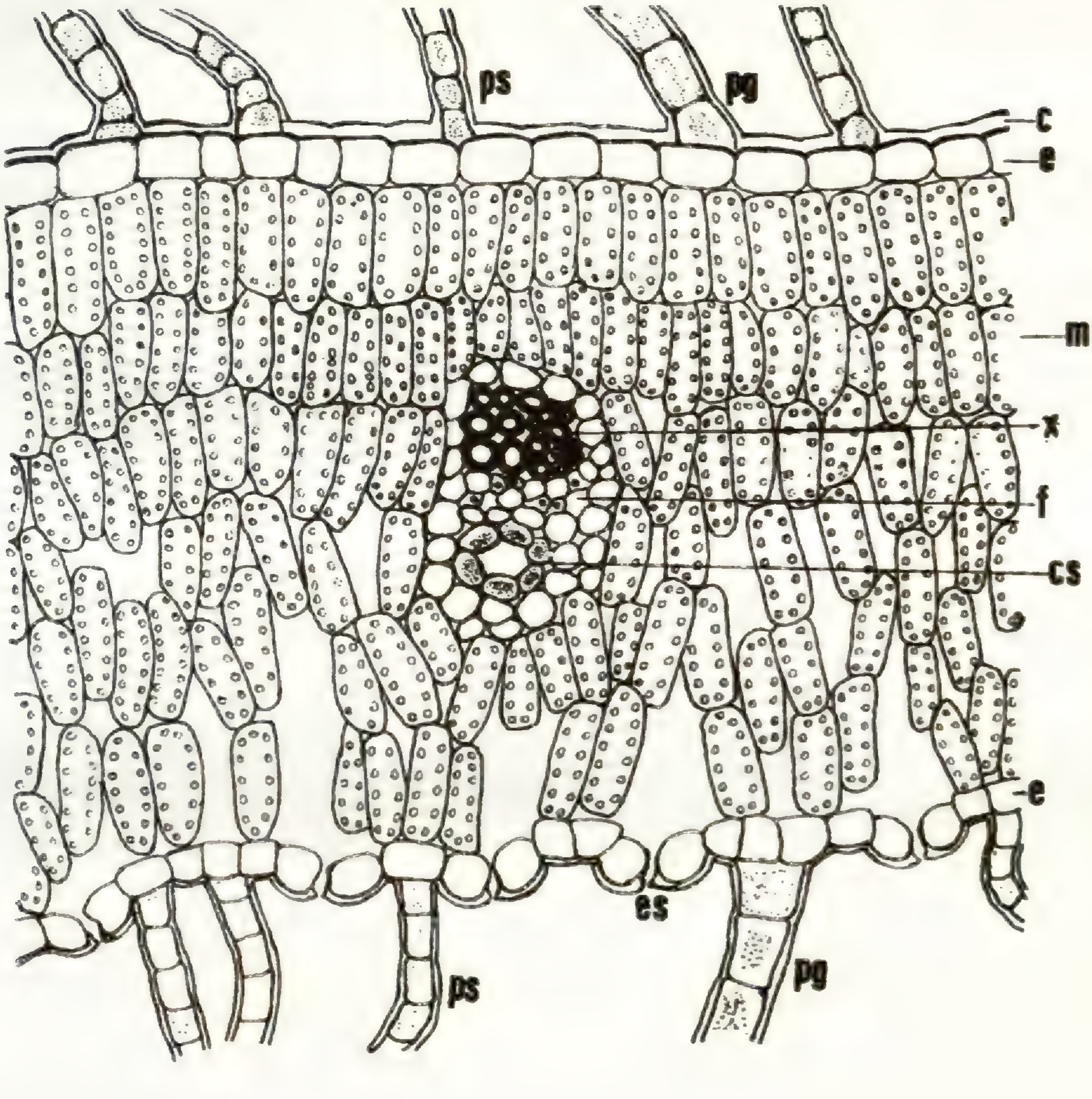


Fig. 2. Anatomía de la hoja *(100X)* **c**, cutícula; **cs**, canal secretor; **e**, epidermis; **es**, estoma; **f**, floema; **pg**, pelo glanduloso; **ps**, pelo simple; **m**, mesófilo; **x**, xilema.

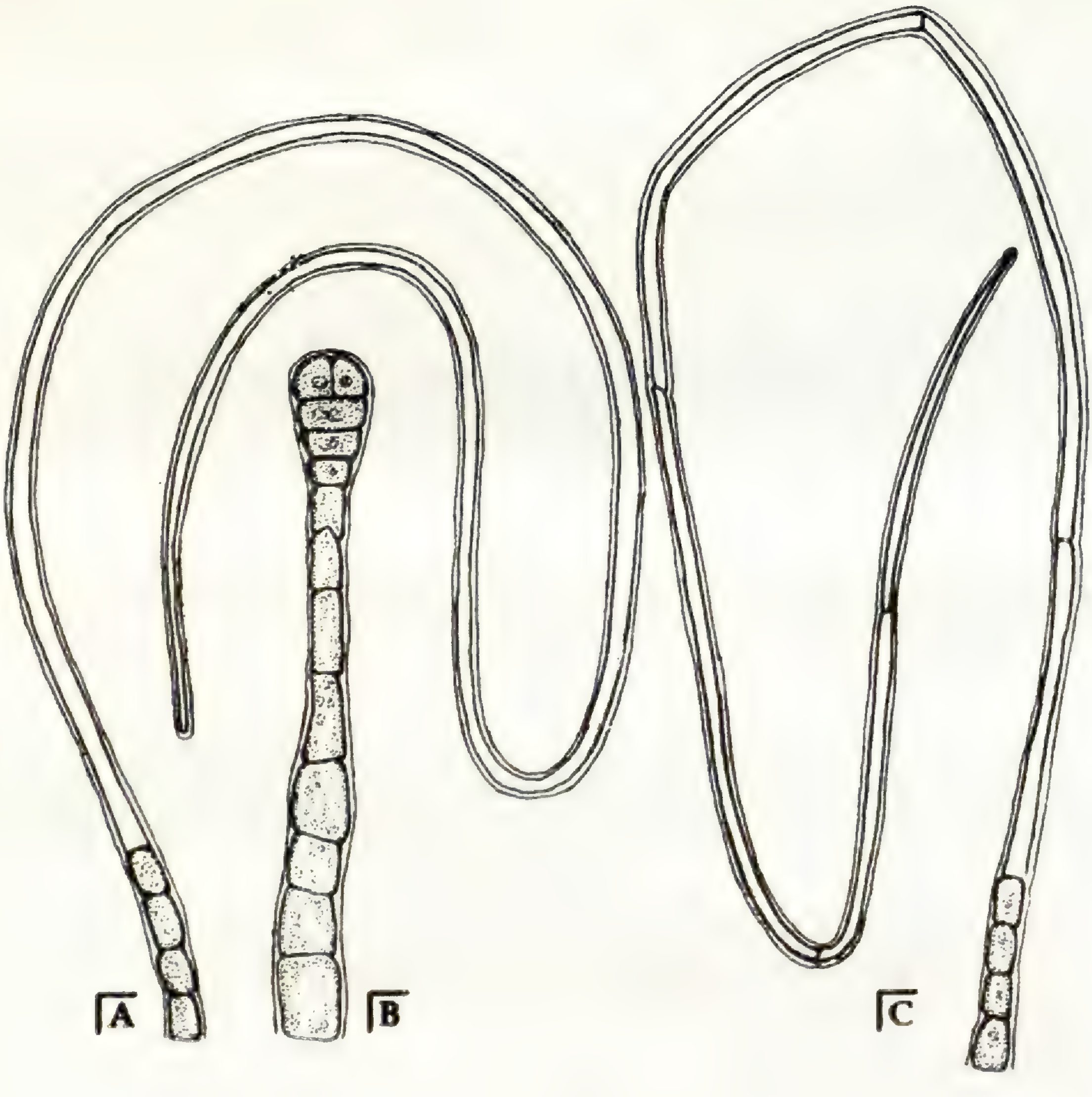


Fig. 3. Tricomas *(100X)* **A**, Tricoma simple de la hoja; **B**, Tricoma glanduloso; **C**, Tricoma simple del tallo.

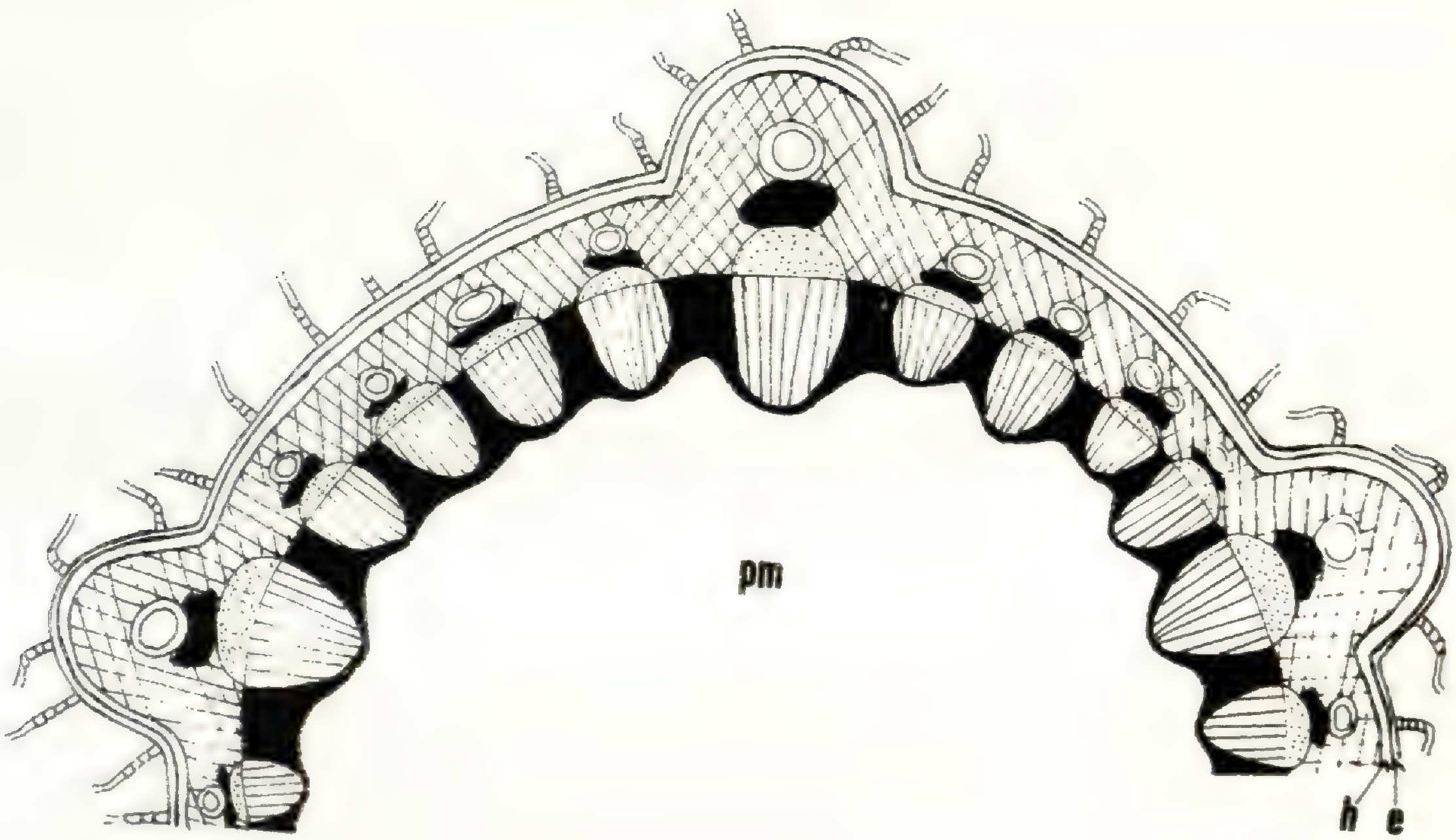


Fig. 4. Dibujo esquemático del tallo **e**, epidermis; **h**, hipodermis; **pm,** parénquima medular con esclereidas.

DEPARTMENT OF BOTANY
UNIVERSITY OF WISCONSIN — MADISON

20 de febrero de 1999

Dr. Abundio Sagástegui Alva
Editor. Revista ARNALDOA
Apartado 1001
Trujillo
PERU

Estimado Don Abundio,

Le agradezco mucho el envío del último número de ARNALDOA –el 5(1)– y me siento obligado felicitarles nuevamente por la alta calidad tanto gráfica como de contenido de esta linda revista! Es una de las revistas botánicas mejor producidas no solo a nivel latinoamericano sino a nivel internacional. Puedo mencionar como ejemplos los excelentes dibujos de nuevos taxa, el amplio empleo de dibujos y fotos a color, la calidad misma del papel, y finalmente el obvio cuidado editorial y el valor intrínsico del material contenido en los artículos, que a menudo se extiende fuera de los límites del Peru.

Espero que sigan con todo el apoyo que la revista merezca, y quedo a la espera de nuevas contribuciones valiosas.

Sin más a qué referirme por el momento, me subscribo.

Atentamente,

Paul E. Berry

Paul E. Berry
Profesor Asociado y Director del Herbario Estatal de Wisconsin

132 Birge Hall • 430 Lincoln Drive • Madison Wisconsin U.S.A. 53706-1381
tel: 608-262-1057 • fax: 608-262-7509 • email: botany@macc.wisc.edu • http://www.wisc.edu/botany

Arnaldoa 6(1)

7 Tipos e isotipos del Herbario Antenor Orrego (HAO)
C. TELLEZ A.

19 Biodermas cianobacteriales de *Microcoleus chthonoplastes* Thuret y sus roles ecológicos en el litoral peruano
H. MONTOYA, R. QUESQUEN F, & Y. VILLANUEVA

41 *Verbesina arcasherensis* y *V. crassicephala* (Asteraceae: Heliantheae: nuevas especies del Perú
A. SAGASTEGUI & V. QUIPUSCOA

49 *Nasa umbraculifera* (Loasaceae: Loasoideae), una nueva especie de hojas peltadas para el Perú
E. RODRIGUEZ & M. WEIGEND

57 *Wercklea* (Malvaceae): Un nuevo registro para el Perú
H. BELTRAN, P. NUÑEZ & M. CHANCO

61 Una nueva especia de *Telipogon* Kunth (Orchidaceae: Telipogoninae) de Perú
D.E. BENNETT & E.A. CHRISTENSON

65 Dos nuevas especies de *Jaltomata* Chlechtendal (Solanaceae: Solaneae) del Norte de Perú
S. LEIVA & T. MIONE

75 Estudio anatómico de las plantas altoandinas. Adaptaciones morfoanatómicas de *Senecio sublutences* Cuatrecasas
C. TAMARIZ & M. FLORES

UNIVERSIDAD PRIVADA ANTENOR ORREGO
TRUJILLO - PERU

Arnaldoa

6(2)

Revista del Museo de Historia Natural

Diciembre, 1999

UNIVERSIDAD PRIVADA "ANTENOR ORREGO"
TRUJILLO - PERU

El Museo de Historia Natural de la Universidad Privada Antenor Orrego de Trujillo tiene la misión de investigar y dar a conocer la diversidad biológica y cultural del Perú, a objeto de preservar e incrementar la vida.

Arnaldoa 6(2)

Revista del Museo de Historia Natural Diciembre, 1999

© 1999 - Universidad Antenor Orrego de Trujillo
Derechos Reservados conforme a Ley

Toda correspondencia relativa al Museo de Historia Natural y/o Revista ARNALDOA, debe dirigirse a:

Apartado Nº 1001
Trujillo - Perú

CARATULA: ***Arnaldoa weberbaueri*** (Asteraceae)
Foto: M. O. Dillon (c).

Diseño, Diagramación e Impresión : GRAFICART S.R.L., Bolívar 211 - Of. 201 Telf: 044-260726 - Trujillo-

UNIVERSIDAD PRIVADA ANTENOR ORREGO

Rector : Dr. Arnaldo Estrada Cruz
Vicerrector Administrativo : Dr. José Veneros Chávez

MUSEO DE HISTORIA NATURAL

Director : Dr. Abundio Sagástegui Alva
Conservadora : Blga. Carolina Tellez Alvarado
Auxiliar : Blgo. Mario Zapata Cruz

COMITE EDITOR

Dr. Félix Dávila Gil
Dr. Abundio Sagástegui Alva
Blga. Carolina Tellez Alvarado
Ing. Augusto Vejarano Geldres

EDITORES ESPECIALIZADOS

Dr. Jorge V. Crisci
Museo de La Plata
Paseo del Bosque s/n 1900
La Plata, Argentina
Email:jcrisci@netverk.com.ar

Dr. Michael O. Dillon
The Field Museum
Chicago, IL 60605-2496,U.S.A.
Email: dillon@fmnh.org

CONTENIDO

Presentación

Agradecimiento a entidades patrocinadoras

Comité Organizador

Discurso del Dr. Isidoro Sánchez Vega, Presidente del Comité Organizador del VII Congreso Nacional de Botánica

CONFERENCIAS:

13 Biogeography of ***Lysipomia*** (Campanulaceae), a high elevation endemic: an illustration of species richness at the Huancabamba Depression, Peru,

T. J. AYERS

29 Filogenia y evolución de las Poáceas

L. G. CLARK y J. SANCHEZ-KEN

45 The Araceae of Peru-distribution, species diversity and centers of endemism

T. B. CROAT

81 Biogeografía y evolución en el Clado ***Nolana*** (Nolaneae – Solanaceae)

M. TAGO-NAKAZAWA & M. O. DILLON

117 The relationships of peruvian ***Oxalis*** species to cultivated oca

E. EMSHWILLER

141 Las Angiospermas del departamento de Cajamarca, Perú

N. HENSOLD

185 Biogeography of ecuadorian grasses

S. LAEGAARD

197 Sinopsis de los géneros de Loasáceas y Gronoviáceas en el Perú con descripciones de los géneros de la subfamilia Loasoideas

M. WEIGEND

PRESENTACION

El presente número de la Revista Arnaldoa es una Edición Especial destinada a dar a conocer las conferencias magistrales ofrecidas por botánicos nacionales y extranjeros durante el VII Congreso Nacional de Botánica, realizado en la Universidad Nacional de Cajamarca, del 25 al 30 de mayo de 1998.

Las cualidades académicas y científicas de los conferencistas y su vasta experiencia y conocimiento de la Flora de nuestro país, constituyen una relevante contribución que prestigiará y consolidará la edición de esta Revista, que cada día no sólo nos permite dar a conocer nuestra riqueza vegetal, sino también asume el reto de nuevos descubrimientos y estrategias para su adecuada conservación.

Por estas razones, expresamos nuestro profundo agradecimiento a cada uno de los autores, así como a la Escuela de Postgrado de la Universidad Nacional de Cajamarca y a la Universidad Privada Antenor Orrego de Trujillo, que han auspiciado esta publicación.

AGRADECIMIENTO

A las siguientes Instituciones patrocinadoras:

. *Asamblea Nacional de Rectores*

. *Colegio de Biólogos del Perú - Filial Cajamarca*

. *Consejo Provincial de Cajamarca*

. *Ciro Arribasplata S.A., NISSAN - Perú Maquinarias S.A.*

. *Revista Agronoticias - Lima*

. *Diario El Comercio - Lima*

. *Diario Panorama Cajamarquino - Cajamarca*

. *Canal 7 TV - Cajamarca*

. *Centro de Desarrollo y Promoción Piscícola (CEDEPPIS) - UNC*

. *Alfa Graphics Servic - Cajamarca*

Y al Congresista *Dr. Gabriel Sánchez Vega*

COMITE ORGANIZADOR

Presidente	:	*Dr. ISIDORO SANCHEZ VEGA*
Vicepresidente	:	*Dr. JULIO SARMIENTO GUTIERREZ*
Secretario	:	*Blgo. JOSE GUEVARA BARRETO*
Vocales	:	*M. Sc. ALFONSO SANCHEZ ROJAS*
		Prof. GUSTAVO IBERICO VELA
		Blga. LUISA ZARPAN ARIAS

DISCURSO DEL DR. ISIDORO SANCHEZ VEGA, PRESIDENTE DEL COMITE ORGANIZADOR DEL VII CONGRESO NACIONAL DE BOTANICA

En nombre de la Comisión Organizadora del VII CONGRESO NACIONAL DE BOTANICA, con singular agrado os doy a todos los presentes mi afectuoso saludo y bienvenida.

Después del laborioso proceso de organización del Congreso que hoy iniciamos, me complace ver a distinguidos maestros universitarios -investigadores, discípulos de ellos y estudiantes universitarios, quienes desde las diferentes ciudades del país y del extranjero, han acudido a nuestra convocatoria. Para todos ellos, les expreso mi más profundo reconocimiento por el esfuerzo realizado que ha hecho posible su valiosa participación.

Haciendo un poco de memoria, quiero expresar que el Congreso que hoy inauguramos surge del acuerdo tomado en la Asamblea General del VI Congreso, realizado en la ciudad del Cusco en año de 1995. En virtud de tal acuerdo, la Universidad Nacional de Cajamarca y en particular la Escuela de Postgrado y la sección de Botánica del Dpto. de Ciencias Biológicas, asumieron su organización. Esto porque estamos plenamente convencidos de que durante el desarrollo de este Congreso, se presentarán y analizarán al más alto nivel académico la información científica de conferencias y ponencias. Pero también deseamos que el grado de aprehensión de tal información por parte de los asistentes sea la más eficiente y provechosa.

Las diferentes entidades biológicas o especies que conforman el reino vegetal, hoy día conocido como biodiversidad, constituyen uno de los recursos biológicos más utilizados por las sociedades humanas de todos los tiempos y culturas. Esta es una de las justificaciones más trascendentales de este tipo de cómo poseedores directos de una de las floras con mayor número de especies y herederos de una alta cultura prehispánica basada en el conocimiento y utilización de las plantas, la justificación rebasa nuestras espectativas.

Tanto las conferencias magistrales, como las numerosas ponencias, orales y en paneles que se presentaron en esta semana, ponen en evidencia la amplia gama de investigaciones de las que son objeto las plantas. En este VII Congreso, los temas incluidos abarcan desde las investigaciones paleontológicas de especies fósiles y paleoclimas, hasta las actuales que habitan nuestro planeta. Sobre estas últimas, los estudios van desde la morfología macroscópica hasta las ultraestructuras. Desde los aspectos ecofisiológicos y fitoquímicos, hasta las clasificación, distribución geográfica y el singular tema de la Etnobotánica. Así mismo, se expondrán las nuevas corrientes de clasificación como la sustentada en la evolución, que hoy llamamos clasificaciones filogenéticas.

En este acto, la presencia de dignísimas autoridades, representantes de los poderes del Estado y directores regionales de los ministerios, principalmente de Educación y Agricultura, nos da la oportunidad para ofrecer formalmente las conclusiones, recomendaciones y la bibliografía que se genere de este certamen. Considero que éstos pueden ser de utilidad en la elaboración de planes y políticas de desarrollo en sus respectivos sectores. También creemos que ya es tiempo que el Estado utilice con más confianza los resultados de las investigaciones generadas en el país, porque solo así se hará realidad la complementariedad necesaria entre la investigación básica y la educación y, entre éstas, con la generación de tecnologías. Estoy convencido de que la investigación botánica de la gran diversidad que conforma la flora nacional, es sin duda un puntal para el desarrollo porque genera conocimientos de gran utilidad en los diferentes sectores del que hacer nacional. Los científicos peruanos deseamos sentirnos más útiles en el desarrollo del país, pero así mismo esperamos oportunidades.

Para terminar hago votos porque los vínculos de amistad y de intercambios de experiencias científicas entre conferencistas, ponentes y participantes, viavilicen el desarrollo de las futuras investigaciones botánicas. También espero que el contenido de los temas que se expondrán satisfagan las espectativas generadas.

Muchas gracias

Arnaldoa
6(2): 13-28. 1999

Biogeography of *Lysipomia* (Campanulaceae), a high elevation endemic: an illustration of species richness at the Huancabamba Depression, Peru

TINA J. AYERS
Director, Deaver Herbarium
Northern Arizona University Flagstaff, Arizona, E.E.U.U.

Abstract

The genus ***Lysipomia*** Kunth comprises about forty species restricted to the Andean páramo and wet puna. The greatest endemism and species diversity occurs between 2°-5° S latitude (18 spp.) and 6°-8° S latitude (12 spp.) on both sides of the Huancabamba Depression. This study details the biogeography of ***Lysipomia*** by using cladistic analyses of morphology and nuclear DNA. Two subgenera are recognized based upon the size and color of the corolla. Area cladograms suggest that the species with large flowers and nectar guides (subgenus ***Rhizocephalum***) originated in southern Peru or Bolivia and adaptive radiation has been from south to north of the Huancabamba Depression. The Depression appears to have been a significant barrier that the large corolla taxa have not been able to cross and movement appears to be in one direction only. The species with small flowers and no nectar guides (subgenus ***Lysipomia***) do not show an obvious trend in adaptive radiation with respect to the Huancabamba Depression. Because most of the species occur south of the Depression, the origin of the small-flowered subgenus may have been in the mountains south of the Huancabamba Depression where the Rio Marañón has been an effective barrier separating sister species. Tests of allopatric speciation models within ***Lysopomia*** are incomplete but suggest that the large-flowered subgenus may have evolved sympatrically or considerable migration has occurred, whereas the small-flowered subgenus fits the allopatric speciation model.

Introduction

The genus ***Lysipomia*** Kunth comprises about forty species restricted to the Andean paramo and wet puna from 3000 to 5000 meters in elevation between 11° N and 12° S latitude. As noted by McVaugh (1955), there are two groups of species representing different "developmental or evolutionary levels" within the genus. Two of the species, ***L. laciniata*** and ***L. sphagnophila***, are widespread and have many named, geographical subspecific taxa. One of the widespread species, ***L. laciniata***, shows a disjunct distribution in the middle of it's range and is absent from an area encompassing southern Ecuador and northern Peru. The remaining thirty-eight species show little or no infraspecific variation and most have extremely narrow distributions, with many endemic to a single ridge top or volcanic cone. Endemics occur throughout the Andes, but the greatest species diversity in ***Lysipomia*** is found between 2°-5° S latitude (18 spp.) and 6°-8° S latitude (12 spp.) on both sides of a major geologic division of the northern Andes known as the Piura Divide or the Huancabamba Depression.

This Ecuadorian/Peruvian "hot-bed" of narrow endemics directly correlates with the considerable gap seen in the distribution of ***L. laciniata***. The apparent absence of one widespread species and the presence of a large number of endemic species adjacent to the Depression argue that this barrier and recent climatic changes may have played an important role in the evolutionary history of ***Lysipomia***. As a result, these endemics provide us with excellent subjects with which to test the importance of such a barrier in the evolution of a genus restricted to the páramo. These tests are carried out using a hypothesis of relationship derived from a phylogenetic analysis. Phylogenetic studies of these narrow endemics are an integral first step toward understanding the biogeographical history of the Andes (Funk & Brooks 1990, Simpson & Todzia 1990). A phylogenetic context is also necessary before comparative methods can be used to answer questions of "historical ecology" such as modes of speciation and adaptive radiation (Brooks & McLennan 1991).

Taxonomic history

Within the family Campanulaceae, ***Lysipomia*** is unique in possessing minute capsules that dehisce via an apical operculum. This derived feature has been the key generic character since Kunth (1819) established the genus and is good evidence that the genus is monophyletic. The generic limits of ***Lysipomia*** have expanded over the past 150 years to include Weddell's (1857) ***Rhizocephalum*** (delimited by a pubescent corolla tube and an ovary that is unilocular at the apex but bilocular at the base) and Wimmer's ***Dominella*** (1953) (delimited by a corolla tube split on the dorsal side as in the genus ***Lobelia*** and the lack of anther trichomes). Features for ***Lysipomia*** that are derived within the family Campanulaceae include unilocular ovaries, and non-resupinate flowers. These are not unique in the family but as a unique set of characters serve to delimit ***Lysipomia.***

The only detailed revision for the entire genus was prepared by McVaugh (1955). His treatment was based entirely on herbarium specimens and many species were known to him only from the type collection. McVaugh's infrageneric treatment differs significantly from Wimmer's (1953) brief revision with respect to placement of the widespread species. McVaugh used acaulescent habit and thick, fleshy roots arising from a corm-like stem to separate ***L. laciniata***, one of the two widespread species, and ***L. pumila*** from the rest of the species. These two species constituted his subgenus ***Rhizocephalum***. The other widespread species, ***L. sphagnophila***, was related to all of the narrow endemics in subgenus ***Lysipomia.*** Wimmer placed ***L. laciniata*** and ***L. pumila*** in different subgenera based on floral morphology and related ***L. laciniata*** (corolla long, tubular with anthers adnate to the base of the tube) to two of the narrow endemics, ***L. laricina*** and ***L. rhizomata***, even though they differ markedly in all other respects.

Lysipomia species possess a suite of vegetative characters not seen in temperate, montane members of the family Campanulaceae. In many species, the overall morphology appears similar to the "pachycaul" species of East Africa (Hedberg & Hedberg 1979; Mabberley 1975) although on a much smaller scale. Their stems are often very thick with extremely short internodes and all are clothed with the overlapping remains of leaf-bases. As noted above, the only truly acaulescent species are ***L. laciniata*** and ***L. pumila.*** The remaining species possess stems that are either simple and erect or dichotomously branching and prostrate.

Biogeography of the Andean Cordillera

Most workers agree that appropriate habitat throughout the northern Andes for high elevation, minute, caespitose herbs did not exist prior to 2-6 million years ago (van der Hammen 1974; van der Hammen & Cleef 1986, van der Hammen et al. 1973, Sauer 1971). Although the tectonic events (i.e., the subduction of the Nazca Plate by the South American Plate) that gave rise to the northern Andes began in the upper Cretaceous (James 1971, Zeil 1979), most of the land masses above 2000 meters have been established only since the late Tertiary, approximately 12 million years ago (Kroonenberg et al. 1990). The Andean structural units (the Central Andes of Colombia-Eastern Andes of Ecuador and the Cordillera Occidental and Oriental of Peru) that exceeded 3000 meters in the early Pliocene represent the first available high elevation habitats (Simpson 1975) and correlate with the areas of highest endemism in ***Lysipomia.***

By the Pleistocene, habitats above 3000 meters were present along the entire Andean Cordillera (van der Hammen and Cleef 1986). This final uplift was concurrent with the fluctuating climatic changes associated with Pleistocene glacial events. In Colombia, van der Hammen et al. (1973) have demonstrated that glacial episodes may have lowered vegetation zones as much as 1500 meters, greatly decreasing the distance between adjacent regions of páramo or possibly creating a narrow continuous strip. Some palynological data suggests that during glacial events vegetation zones were compressed into very thin bands or vegetation from different zones was mixed, which would explain the apparent paradox of warm dry lowlands and cool wet uplands (Colinvaux 1996). These narrow bands of paramo alternated with "islands" of disjunct paramo formed during warm, moist interglacials. The fluctuating climatic changes of the Pleistocene coupled with montane topography created disjunct habitats that are thought to have lead to explosive speciation in Andean South America (Prance 1982). The formation of páramo endemics may have occurred in a manner analogous to the way in which plants colonize oceanic islands via dispersal and extinction (Vuilleumier 1970, Vuilleumier & Simberloff 1980) or speciation may be related to recolonization following glacial events (review in Simpson 1975).

Exceptions to the possibly thin but continuous bands of paramo during some glacial events could have occurred in conjunction with inadequate precipitation or the presence of a major barrier (Simpson 1975, 1979b). In the north-central Andes, one such barrier is the Huancabamba Depression. The Depression is denoted by a break in the topography such that areas above 3000 meters are dissected by deep river valleys that drain to the east (Río Huancabamba) and west (Río Piura). Although it has been suggested by some workers that sediments in the eastern Amazonian basin suggest that the Amazon originally flowed west, possibly into the Gulf of Guyaquil (Beurlen 1970, Almeida 1975), most now agree that the sediments indicate the formation of a basin for some period of time and not a mouth to the Pacific Ocean (Rasanen et al. 1987, reviewed in Kroonenberg et al. 1990). The topographic discontinuity in this area is probably much older and may reflect fault lines from the subduction of the Nazca Plate and the boundary of the Sub-Andean Front Fault Zone of the Andean Block (Ego et al. 1996). However, no adequate explanation is yet available to explain why the continuous high elevation landmasses disappear.

The Huancabamba Depression has been well recognized as a barrier to the movement of high elevation taxa and has been noted as the limit of distribution for many organisms (Vuilleumier, 1969; Simpson 1975, 1979a). During interglacials, adjacent habitats above 3000 meters on each side of the Depression are separated by at least 50 km. Recent fieldwork by Dr. Sánchez Vega and the author on the north side of the Depression indicates that the effective separation of ***Lysipomia*** species is much greater than 50 km because the areas above 3000 meters closest to the depression are much too dry to support most páramo species. No paleobotanical studies have documented whether paramo was ever continuous across the Depression. In ***Lysipomia***, 23 endemic species are found adjacent to the Depression, 12 above and 11 below (Fig. 1). This concentration of endemics may be the product of recent climatic fluctuations coupled with the presence of a formidable geologic barrier.

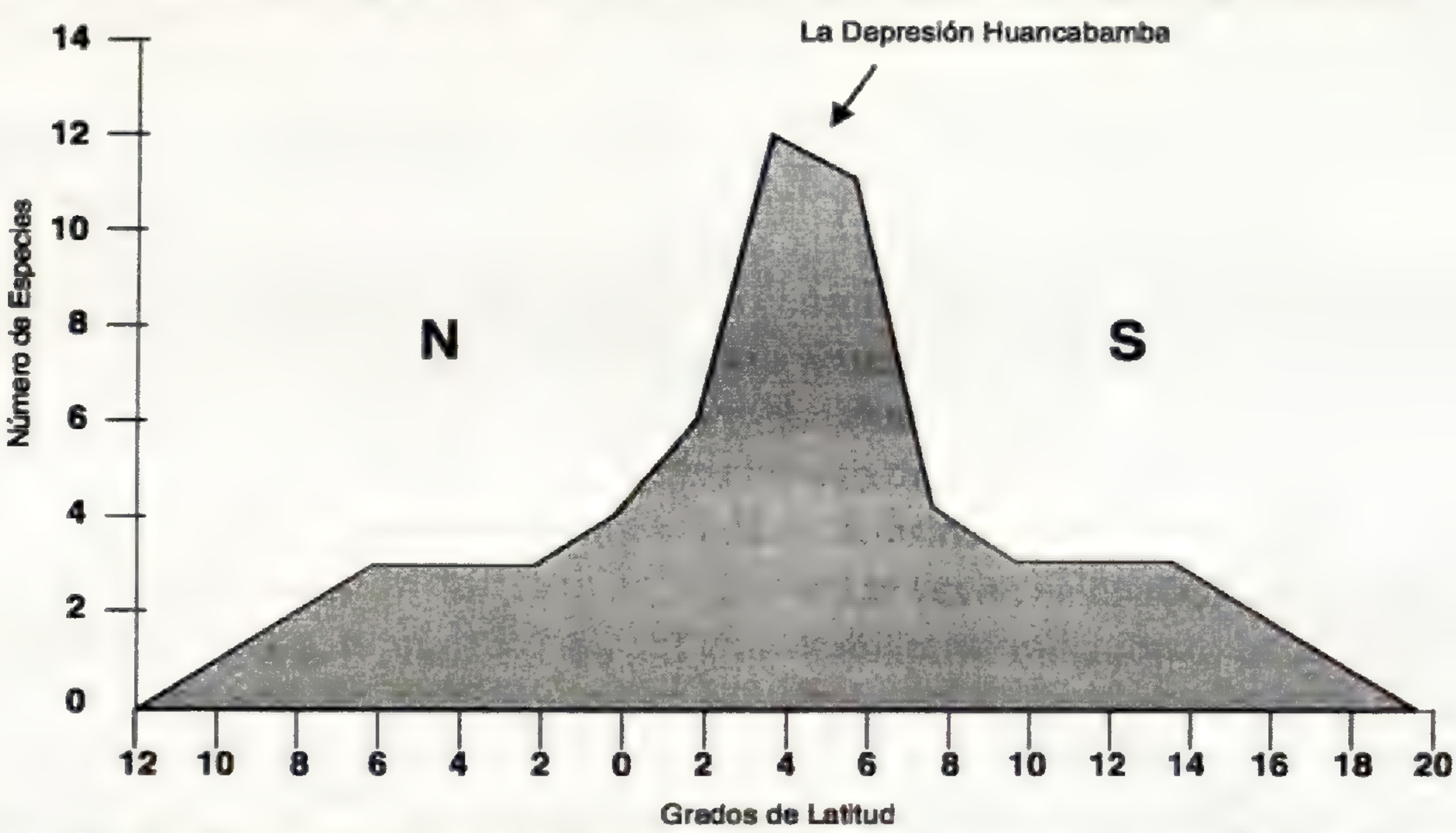


Figure 1. Graph of the number of species that occur within one degree north or south of each even latitude.

The importance of the Huancabamba Depression has been hypothesized in the evolution of endemics in other groups (e.g., Simpson 1979a, 1986; Cannatella 1982; Hart 1985; Molau 1988; Duellman & Trueb 1988). Of these studies only Hart (1985) presents an explicit phylogenetic hypothesis for a genus based on cladistic methods. Although the relationship amongst the endemics is not well resolved, Hart (1985) suggests that through peripheral isolation, endemics in ***Lepechinia*** Willd. have evolved from the widespread species. None of these studies dealt with an organism restricted to paramo, nor did they attempt to elucidate relationships among taxa found above and below the Depression. As noted by Cannatella, if the species on at least one side of the Depression are more closely related to each other than to those on the other side, then one can argue that the Pleistocene climatic changes in conjunction with the presence of this barrier acted as vicariant events.

This study details, for the first time, the biography of ***Lysipomia*** by using cladistic analyses of morphology and nuclear DNA to hypothesize species relationships. Area cladograms produced by substituting the taxon names for the areas where the species occur allow us to hypothesize the origin and radiation of this high elevation endemic. These hypotheses were then used to ask the following questions:

· Are either of the widespread species basal to clades of narrow endemics or are they highly derived?

· What is the probable origin of the genus based on the location of the least derived species?

· Has the Huancabamba Depression functioned as a "revolving door" or has the movement of species primarily been in one direction?

Materials and methods

The raw material necessary for any investigation into historical biogeography is a well-supported phylogeny (Humphries & Parenti 1986, Funk & Brooks 1990, Brooks & McLennan 1991). This study uses phylogenetic analyses based upon DNA sequence data, morphology, and anatomy of ***Lysipomia.*** Only 30 of the 40 species are included in this preliminary biogeographic analysis. The remaining 10 taxa are not included at the present time, because no sequence or anatomical data are available for them and the number of unknown characters are so numerous that correct placement within the cladogram would be unlikely based on morphology alone, especially because many vegetative morphological characters appear to have evolved independently in different lineages (Ayers, in prep). Due to the fact that all of the known species are not included, this biogeographic analysis must be considered preliminary and sister species relationships should be viewed as speculative. However, an analysis using 75% of the species will allow general hypotheses of origin and adaptive radiation to be formulated.

The morphological and anatomical data sets are detailed in a monograph of ***Lysipomia*** (Ayers, in prep.). The nuclear ribosomal sequence data (Dotti and Ayers, in press) was transformed into a numerical data set. The sequence data was then appended to the morphological and anatomical data. Transformations were performed using Winclada (Nixon, 1999) and cladistic analyses were run using Nona (Goloboff, 1994). Wagner trees were generated based upon randomized taxon order, then branch swapped. All of the replications run found the shortest tree, which had a length of 1230 steps and a consistency of 0.68. Four different topologies were generated that each had the same number of steps. The only differences in these trees was in the placement of ***L. caespitosa*** Ayers and all topologies were equivalent with respect to the biogeographic hypotheses presented below. Only one is included here (Fig. 2).

Results and discussion

Based upon the topology of the tree shown in Figure 2, the genus ***Lysipomia*** appears to be comprised of two groups or subgenera. These groups appear to be based upon floral morphology and are easily identifiable in the field by the size and color of the corolla and are designated as subgenera in the monograph in preparation. One of the widespread species, ***L. laciniata***, is a basal member of the group containing the species with large corollas with nectar guides (subgenus ***Rhizocephalum***). Photos of three representative species in addition to ***L. laciniata*** show the characteristic corolla of this group (Fig. 3). The other widespread

species, ***L. sphagnophila***, is related to the other small flowered species (subgenus ***Lysipomia***) that lack nectar guides (Fig. 4). Based upon statistics performed upon the DNA trees (Dotti and Ayers, in press), these two groups are well delimited and appear to have separated early in the evolutionary history of the genus.

When the localities for each taxon are substituted for their names (Fig. 5) an interesting pattern emerges within the group containing ***Lysipomia laciniata*** (subgenus ***Rhizocephalum***). The basal members of this group are all found south of the Huancabamba Depression. Indeed, ***L. laciniata***, ***L. pumila***, and ***L. glandulifera*** are all found in southern Peru and Bolivia at the southern latitudinal limit of distribution for the genus. This distribution for most of the basal members suggests that the origin of this subgenus (and perhaps the entire genus) was in the puna, not the páramo or jalca vegetation types where most of the species now occur. The large number of more derived species found north of the Huancabamba Depression argues that adaptive radiation has been from south to north. Because there is only one species pair that are separated by the Depression (***L. speciosa*** and ***L. brachysiphonia***), the Huancabamba Depression appears to have been a significant barrier that the taxa in this subgenus have not been able to cross and movement appears to be in one direction only, from south to north. Independent population level analyses of ***L. laciniata*** (Dotti and Ayers, submitted) confirm that most of the genetic variation within that species is found in the southern part of its range and that the populations in Colombia show little genetic variation. This suggests that the occurrence north of central Peru may be due to a single dispersal event or a few independent dispersal events (Dotti and Ayers, submitted).

The remainder of the subgenus ***Rhizocephalum*** appears to be limited to the northern Andes with most species occurring in southern Ecuador. Species richness in the derived clades increases with proximity to the northern side of the Huancabamba Depression. Two species (***L. sparrei*** and ***L. crassomarginata***) known only from extreme southern Ecuador were collected by Dr. Sánchez Vega accompanied by the author in May 1997 near Laguna Shimbe just north of the village of Huancabamba. Two additional species (***L. biliniata*** and ***Lysipomia*** sp. indet. *Sánchez Vega 8854*) may also be new reports for Peru. These were not seen growing wild but had been gathered as medicinal plants by a local merchant. The addition of four species of ***Lysipomia*** to the flora of Peru during this short (one day) field expedition to the paramo north of the Huancabamba Depression suggests that this area is undercollected and may support a rich flora undocumented for Peru.

Documentation of the co-occurrence of sister species (although preliminary at this time) could also undermine the generally supported allopatric speciation model. The ridgelines and mountain tops just to the north of the Huancabamba Depression harbor groups of species that appear to be each others closest relatives and in some areas such as the Lagunas de Compadre south of Loja, Ecuador (Espinosa 1948, Ayers in prep), or Cerro Toledo south of Yangana, Ecuador (Ayers in prep), these species appear to be growing adjacent to each other in seemingly identical habitat. Although sister species might have migrated into areas of sympatry and suffered extinction in their original localities, migration is unlikely given the lack of easily dispersed seeds or some means of vegetative reproduction in these species. Migration may also have been impossible due to the lack of intervening suitable habitat caused by the lack of continuous areas at 2000-3500 meters in elevation. A complete cladistic

analysis of these sympatric sister taxa coupled with a better understanding of Pleistocene climatic fluctuations could provide tests for the mode of speciation.

The second group, subgenus ***Lysipomia***, containing all of the small-flowered species, is slightly less species rich than the other subgenus, but because of the four new species recently collected by Dr. Sánchez Vega in northern Peru coupled with their small size, they may not be well collected. It stands to reason that many more species await discovery in the mountains of northern Peru. Unlike the large-flowered group, the subgenus ***Lysipomia*** does not show an obvious trend in its adaptive radiation with respect to the Huancabamba Depression. Nor does the widespread species, ***L. sphagnophila***, appear to be basal within the lineage. Three species in this subgenus occur on both sides of the Huancabamba Depression (***L. sphagnophila, L. montioides, L. multiflora***) compared to only one species, ***L. laciniata***, in the large-flowered subgenus ***Rhizocephalum*** discussed above. Because two of the three basal species and three-quarters of all of the species occur south of the Depression, the origin of the subgenus may have been in the mountains south of the Huancabamba Depression. Unlike the subgenus ***Rhizocephalum***, the members of subgenus ***Lysipomia*** do not occur in the extreme southern portions of Peru or in Bolivia. The corolla morphology seen in ***Lysipomia*** may correlate with their breeding system, the small-flower species being self-compatible (Ayers, in prep.). In a growth chamber at Northern Arizona University, many species within the small-flowered subgenus have been reared from seeds collected in the field. Without exception, all flower profusely and set seed without hand pollination. Self-compatibility may allow even a single seed to potentially establish a new population.

There is one pair of sister species in the small-flowered subgenus ***Lysipomia*** (***L. muscoides*** and ***L. delicatula***) that are separated by the Huancabamba Depression. The pair had been considered to be geographical varieties of a single species (McVaugh, 1955) until collections made in 1996 and 1997 by Dr. Sánchez Vega allowed complete morphological examination. The possible progenitor or parent species, ***L. muscoides***, is widespread in Colombia and northern Ecuador with a single collection from Merida, Venezuela. Only one population of ***L. delicatula*** has been found growing on the eastern slopes of Cerro Calla Calla above Leimebamba, Amazonas, Peru. The Río Marañón has also been an effective barrier in this subgenus. Two sister species, ***L. hutchinsonii*** and ***L***. sp.nov. *Sánchez Vega 8869* grow on opposite sides of the river on Cerro Calla Calla and at Kumulca, west of the town of Celendín.

Although there are some localities where three species from subgenus ***Lysipomia*** grow sympatrically (e.g., Las Lagunas, Km 50 north of Cajamarca), there are no areas where sister species within the small-flowered subgenus ***Lysipomia*** co-occur. This distribution would fit the allopatric speciation model generally held to be the more common mode of speciation (Grant, 1981).

Although these results do not include all of the taxa, the general patterns should provide insight into the probably origin and adaptive radiation with ***Lysipomia***. Whereas the biogeographic patterns seen in the two subgenera of ***Lysipomia*** are quite different, they share centers of diversity and their probable origin is south of the Huancabamba Depression in central or southern Peru. The apparent species richness adjacent to the Huancabamba

Depression can only be explained by the discontinuous terrain above 3000 meters coupled with Pleistocene climatic fluctuations. Compression of vegetation from different communities into discreet narrow bands or areas with mixed vegetation from disparate communities would have placed severe selection pressure on minute alpine tundra plants. Field work supports the hypothesis that even small amounts of competition from grasses, ferns, or shrubs effectively eliminates the occurrence of ***Lysipomia*** species. In such habitats, ***Lysipomia*** is often limited to disturbed areas caused by erosion or adjacent to senderos. The few species that occur below 3000 meters are found only on extremely windy, barren, rocky outcrops (Ayers, in prep.). Further refinement on this data and inclusion of all of the species will allow finer resolution of the sister relationships and the areas where endemic occur. Further phylogenetic analyses will be required to decipher which lobelioids are the closest relatives of this high elevation genus and whether they originated from neotropical lobelioids or whether the migration of a holarctic ancestor preceded the origin of ***Lysipomia.***

Because of the patterns of species richness seen in ***Lysipomia***, increased field work in northern Peru on both sides of the Huancabamba Depression is urgently needed to catalogue the flora in this potential "hot-spot" of diversity. Species richness has been documented for the moist forests of northern Peru (Dillon, 1994) but few surveys have been done of the páramo and jalca. Although a survey of a single areas above 3000 meters would not appear to be particularly species rich, endemism is high and when many adjacent areas are combined they approach the species richness found in montane forests of the eastern Amazon (Gentry, 1993). Within ***Lysipomia*** almost half of the previously known species (14 of 30) and all of the undescribed or recently described species (Ayers, 1997), occur between 2° and 8° South Latitude. If the species richness seen in ***Lysipomia*** can be used as an indicator of diversity, then the high elevations on both sides of the Huancabamba Depression should be a priority for floristic surveys and monographers.

Acknowledgments

I wish to thank to the organization committee for the invitation to participate in the congress. Special thanks to Dr. Isidoro Sánchez Vega for all of his logistical support and his company in the field. Manuel Gonzáles and Randall Scott were also excellent field companions. Support from the National Science Foundation (DEB 9527866) and Northern Arizona University are also gratefully acknowledged.

Literature cited

Almeida, L. 1975. Amplicações tectônicas do Craton Guianês na bacia do Alto Amazonas. Anais 10ma Conf. Geol. Interguianas, Belém, Pará, Brasil: 777-791.

Ayers, T.J. 1997. Three new species of *Lysipomia* (Lobeliaceae) endemic to the paramos of southern Ecuador. Brittonia 40: 433-440.

———————. In prep. Systematics of *Lysipomia* (Lobeliaceae): Evolution of a Paramo Endemic. Systematic Botany Monographs.

Beurlen, K. 1970. *Geologie von Brasilien*. Borntraeger, Stuttgart.

Brooks, D. and D. McLennan. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior*. Univ. of Chicago Press, Chicago.

Cannatella, D. C. 1982. Leaf-frogs of the *Phyllomedusa perinesos* group (Anura: Hylidae). Copeia 3:501-513.

Colinvaux, P. 1996. Quaternary environmental history and forest diversity in the Neotropics. in: J. Jackson, A. Budd, and A, Coates, eds. *Evolution and Environment in Tropical America*. Univ. of Chicago Press, Chicago.

Cuatrecasas, J. 1968. Paramo vegetation and its life forms. Coll. Geogr. 9: 163-186.

Dotti, K. R. and T.J. Ayers. In press. Generic delimition in *Lysipomia* (Campanulaceae): evidence from the nuclear ribosomal spacer region. Syst. Bot.

———————. Submitted. Origin and radiation of the *Lysipomia laciniata* (Campanulaceae) species complex. Syst. Bot.

Dillon, M.O. 1994. Bosques húmedos del norte del Perú. Arnaldoa 2(1): 29-42.

Duellman, W. E. and L. Trueb. 1988. Cryptic species of hylid marsupial frogs in Peru. J. of Herpetology 22:159-179.

Ego, F., M. Sebrier, A. Lavenu, H. Yepes, and A. Egues. 1996. Quaternary state of stress in the Northern Andes and the restraining bend model for the Ecuadorian Andes. Tectonophysics 259: 101-116.

Espinosa, R. 1948. Estudios botánicos en el sur del Ecuador, vol. I. Loja - Catamayo - Malacatos - Vilcabamba. Universidad de Loja.

Funk, V. A. and D. R. Brooks. 1990. Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology. Smithsonian Contr. Bot. 73:1-45.

Gentry, A. 1993. Overview of the Peruvian flora. In: L. Brako and J. Zarucchi, Catalogue of the Flowering Plants and Gymnoserms of Peru. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 45: xxxiii-xxxv.

Grant, V. 1981. *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York.

Goloboff, P. 1994. NONA version 0.97 (computer software and manual). Distributed by the author.

Hart, J. A. 1985. Peripheral Isolation and the origin of diversity in *Lepechinia* Willd. sect. Parviflorae (Lamiaceae). Syst. Bot. 10: 134-146.

Harvey, P.H. and M. D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.

Hedberg, I. and O. Hedberg. 1977. Chromosome numbers of afroalpine and afromontane angiosperms. Bot. Not. 130:1-24.

———————. and ———————. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. Oikos 33:297-307.

Humphries, C. and L. Parenti. 1986. *Cladistic Biogeography*. Clarendon Press, Oxford.

James, D. E. 1971. Plate tectonic model for the evolution of the central Andes. Geol. Soc. Amer. Bull. 82:3325-3346.

Knox, E. B., and R. R. Kowal. 1993. Chromosome numbers of the East African giant senecios and giant lobelias and their evolutionary significance. Amer. J. Bot. 80:847-853.

Kroonenberg, S.B., J. Bakker, and A. Marian van der Wiel. 1990. Late Cenozoic uplift and paleogeography of the Colombian Andes: constraints on the development of high-andean biota. Geologie en Mijnbouw 69: 279-290.

Kunth, C. S. 1819. Campanulaceae. in: Humboldt, Bonpland and Kunth, *Nova genera et species plantarum.*

Mabberley, D.J. 1974. The pachycaul lobelias of Africa and St. Helena. Kew Bull. 29:535-583.

————————. 1975. The giant Lobelias: pachycauly, biogeography, ornithophily and continental drift. New Phytol. 74:365-374.

McVaugh, R. 1955. A revision of *Lysipomia* (Campanulaceae, Lobelioideae). Brittonia 8:69-105.

Molau, U. 1988. Scrophulariaceae. Part I. Calceolarieae. Flora Neotropica Monograph 47. 291 pp.

Nixon, K. C. 1999. WINCLADA version 0.6.7c. (computer software). Distributed by the author.

Perez, F.L. 1992. The ecological impact of cattle on caulescent Andean rosettes in a high Venezuelan paramo. Mountain Research and Development 12:29-46.

Prance, G. T. 1982. Biological diversification in the tropics. Columbia Univ. Press, New York.

Presl, K. B. 1836. *Prodromus monographiae Lobeliacearum.* Theophilus Haase, Prague.

Rasanen, M., J. Salo and R. Kalliola. 1987. Fluvial perturbance in the Western Amazon Basin; Regulation by long-term subandean tectonics. Science 238: 1398-1404.

Sauer, W. 1971. *Geologie von Ecuador.* Borntraeger, Berlin.

Simpson, B.B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. Paleobiology 1:273-294.

————————. 1979a. A revision of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). Smithsonian Contr. Bot. 43:1-62.

————————. 1979b. Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. In The South American herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal, W. Duellman, ed., pp. 157-188. Lawrence: University of Kansas Press.

————————. 1986. Speciation and specialization of *Polylepis* in the Andes. in: Vuilleumier, F. and M. Monasterio, eds. High Altitude Tropical Biogeography, pp. 304-316. Oxford University Press.

———————— **& C.A. Todzia.** 1990. Patterns and processes in the development of the high Andean flora. Amer. J. Bot. 77:1419-1432.

Thulin, M. 1983. Some tropical African Lobeliaceae. Chromosome numbers, new taxa and comments on taxonomy and nomenclature. Nordic J. Bot. 3: 371-382.

Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. J. Biogeography 1:3-26.

———————. **and A. Cleef.** 1986. Development of the high Andean paramo flora and vegetation. in: Vuilleumier, F. and M. Monasterio, eds. High Altitude Tropical Biogeography, pp. 153-201. Oxford University Press.

———————., **J. H. Werner, and H. van Dommelen.** 1973. Palynological record of the upheaval of the northern Andes: a study of the Pliocene and lower Quaternary of the Colombian eastern Cordillera and the early evolution of its high-Andean biota. Rev. Paleobot. Palynol. 16:1-122.

Vuilleumier, F. 1969. Pleistocene speciation in birds living in the high Andes. Nature 223:1179-1180.

———————. 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America. Am. Nat. 104:373-388.

Vuilleumier, F. and M. Monasterio. 1986. High Altitude Tropical Biogeography, preface. Oxford University Press.

Vuilleumier, F. and D. Simberloff. 1980. Ecology versus history as determinants of patch and insular distributions in high Andean birds. Evol. Biol. 12: 235-379.

Weddell, H. A. 1858. *Chloris andina.* vol. II (8):9-16. P. Bertrand, Paris.

Wimmer, F. E. 1953. Campanulaceae—Lobelioideae. II. in: A Engler ed., Das Pflanzenreich, part 2, Heft 107 (IV. 276b):745-753. Akademie-Verlag, Berlin.

Zeil, W. 1979. *The Andes – a geological review.* Borntraeger, Berlin.

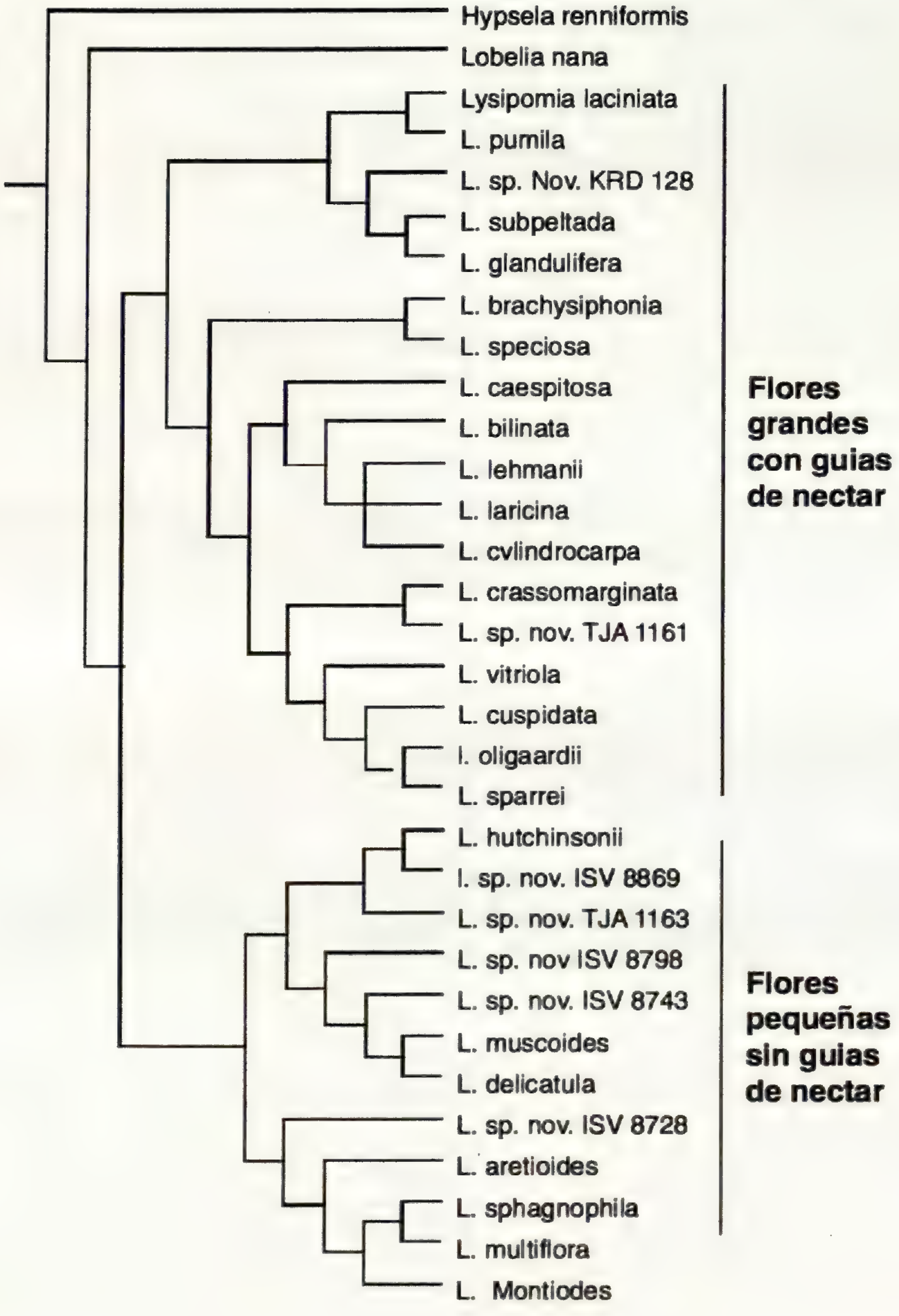


Figure 2. The two subgenera in ***Lysipomia*** depicted on one of four cladograms produced from a combined data set containing nrITS DNA sequence data, morphology, and anatomy. Length 1230 steps; consistency 0.68.

Figure 3. Four representatives of ***Lysipomia*** subgenus *Rhizocephalum;* (A) ***L. laciniata*** (Ayers 1201); (B) ***L. biliniata*** (Ayers 1427); (C) ***L. subpeltata*** (Sánchez Vega 8885); (D) ***L. glandulifera*** (Sánchez Vega 8870).

Figure 4. Four representatives of ***Lysipomia*** subgenus ***Lysipomia***; (A) ***L. sphagnophila*** (Sánchez Vega 8845); (B) *L. sp. nov.* (Sánchez Vega 8809); (C) ***L.sp.*** *nov.* (Sánchez Vega 8869); (D) ***L. hutchinsonii*** (Sánchez Vega 8895).

Al Norte o al Sur de la Depresión

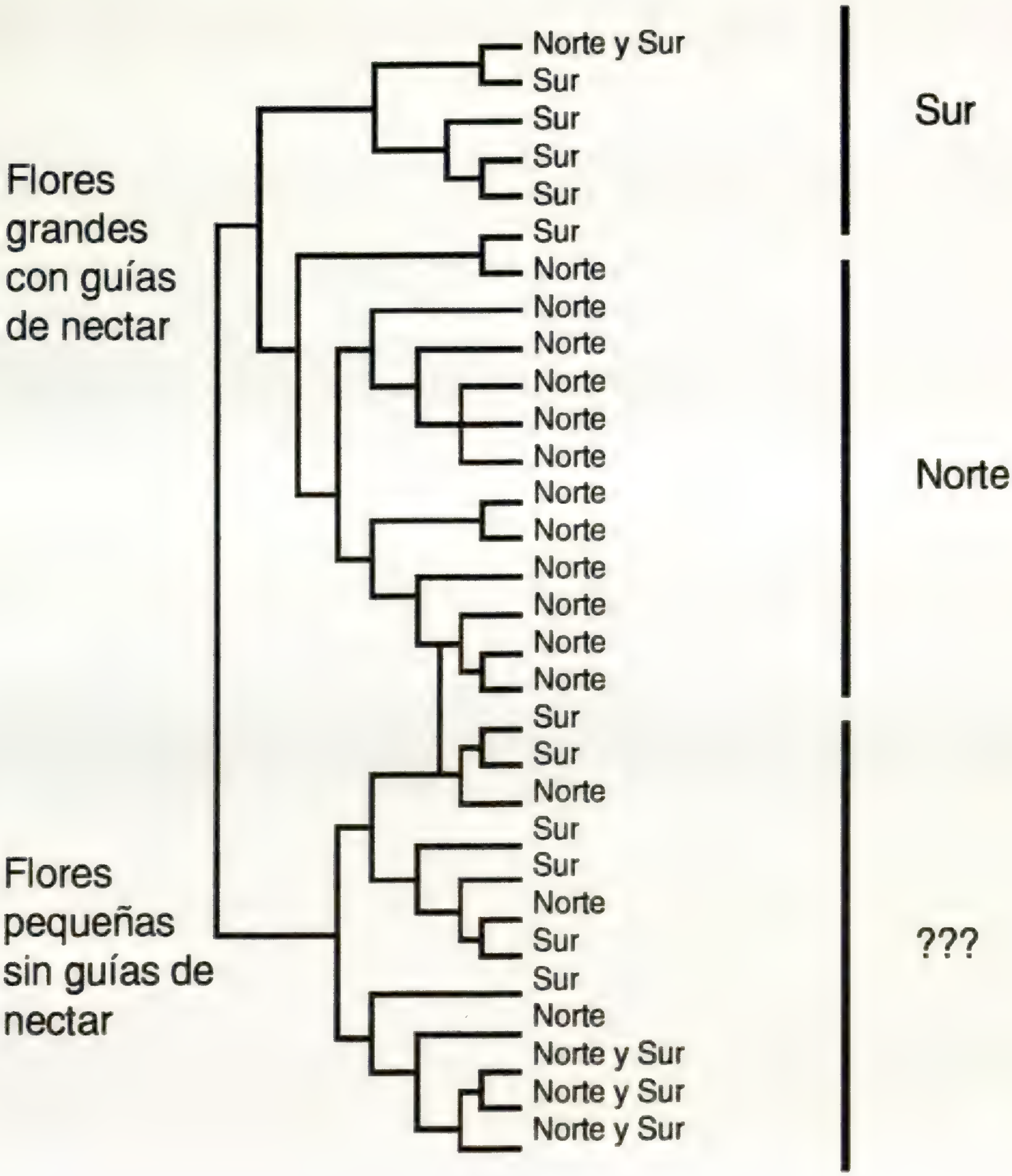


Figure 5. Cladogram of ***Lysipomia*** replacing specific epithets with location north or south of the

Arnaldoa
6(2): 29 - 44. 1999

Filogenia y evoluación de las Poaceae

LYNN G. CLARK
JORGE SANCHEZ-KEN
Department of Botany, Iowa State University
Ames, IA 50011-1020 U. S. A.

Resumen

Las Poaceae, una familia de gran importancia económica y ecológica, incluye aproximadamente 700 géneros y 8,000 a 10,000 especies. Adaptaciones importantes para el éxito evolucionario de las gramíneas incluyen la construcción modular de las plantas, dispersión de diasporas, el meristemo intercalar, y la presencia de fotosíntesis C_4. Los últimos análisis filogenéticos de la familia muestran que varios grupos de gramíneas herbáceas anteriormente clasificados como bambues forman las líneas basales. La familia probablemente se originó en los bosques del hemisferio sur, y se diversificó ampliamente en el Oligoceno y el Mioceno. Se discute la evolución de las líneas y sus adaptaciones basada en la filogenia.

Introducción

Las Poaceae, familia de las gramíneas, son de gran importancia tanto económica como ecológicamente. Las gramíneas son importantes en la alimentación humana y de animales domesticados y silvestres ya que son productores de cereales, caña de azúcar, y forrajes primarios. En el aspecto ecológico, las gramíneas forman parte de casi todos los ambientes terrestres, cubriendo más o menos el 20% de la superficie terrestre. La familia cuenta con aproximadamente 700 géneros y 8,000 a 10,000 especies de gramíneas (Watson & Dallwitz, 1992). Morfológica y anatómicamente todas las gramíneas comparten un modelo estructural básico, el cual presenta un sinnúmero de variaciones y adaptaciones en la familia, desde los grupos basales a los más evolucionados. En los últimos años se ha generado una cantidad considerable de información respecto a la filogenia y evolución de esta familia, basada en la integración de datos morfoanatómicos, citológicos, paleobotánicos y moleculares. El presente trabajo es una síntesis del conocimiento del origen y evolución de la familia así como las relaciones filogenéticas entre las líneas mayores de las gramíneas.

Morfología básica y adaptaciones principales de las Gramíneas

Las plantas tienen una estructura modular, es decir, los ejes están formados por unidades repetitivas (fitómeros) que consisten en un nudo, un entrenudo, una hoja, una yema axilar con su profilo y un meristemo intercalar, y en ocasiones pueden haber raíces adventícias (Figura 1A; Clark & Fisher, 1987). Las hojas presentan un arreglo dístico y consisten de una vaina, una lámina, y una lígula interna entre ellas. La base de la lámina frecuentemente posee un meristemo intercalar.

Los tallos en las gramíneas se clasifican en aéreos y subterráneos. Los tallos aéreos a su vez se clasifican en culmos y estolones. Los culmos son los ejes verticales que originan a las inflorescencias, están constituidos por fitómeros cuyos entrenudos generalmente son fotosintéticos (Clark & Pohl, 1996). Los estolones son tallos horizontales que corren paralelos a la superficie y generalmente poseen una hoja completa y entrenudos más o menos fotosintéticos. Los tallos subterráneos se denominan rizomas, están constituidos por fitómeros cuyos entrenudos son blancos o no fotosintéticos y las hojas están reducidas a brácteas que protegen al rizoma. Los rizomas poseen dos tipos de ramificación: simpodial o monopodial, en ocasiones en algunas especies de bambues leñosos se pueden observar rizomas con los dos tipos de ramificación en la misma planta aunque la mayoría de las especies presenta sólo uno. Ocasionalmente los rizomas pueden emerger a la superficie y tranformarse en estolones o vice versa.

Los ejes reproductivos tambien están formados por fitómeros dísticos, sin embargo, no se presentan raíces ni meristemos intercalares. En ciertos grupos, sobretodo las tribus Bambuseae y Andropogoneae, pueden haber brácteas subyacentes a las ramas de la inflorescencia. Estas brácteas son homólogas a las hojas de los fitómeros vegetativos, tanto como las glumas y lemas de las espiguillas. Las flores son muy reducidas y cada una está envuelta por un par de brácteas, la lema y la pálea (Figura 1B-E; Clark & Pohl, 1996). Comparando el fitómero vegetativo con el reproductivo, la lema es homóloga a la hoja, el entrenudo de la raquilla es homóloga al entrenudo, y la pálea es homóloga al profilo de la yema (Figura 1C). En el fitómero reproductivo, la yema desarrolla un eje floral en lugar de una rama vegetativa (Figura 1D). La lema, la pálea y la flor constituyen una unidad denominada flósculo (Figura 1C). La agrupación de uno o varios flósculos, subtendidos por dos brácteas vacias (las glumas), se llama la espiguilla (Figura 1B, D), la cual es equivalente a una inflorescencia espigada bracteada.

La flor reducida, una adaptación para polinización al viento, consiste en dos o tres lodículas (a veces son ausentes), androceo, y gineceo (Figura 1E). Las lodículas se presentan únicamente en las gramíneas, y probablemente representan tépalos vestigiales. En la mayoría de gramíneas el androceo consiste en dos o tres estambres, pero a veces hay hasta seis y raramente más en algunos bambues. El polen de gramíneas y de las familias relacionadas es muy parecido el grano es más o menos liso y monoporado. Los granos de polen de las gramíneas son muy similares, excepto que pueden variar en tamaño y es casi imposible distinguir entre los varios grupos de gramíneas (Dahlgren et al., 1985). El gineceo consiste de un ovario con un óvulo solo, uno tres estilos y dos o tres estigmas híspidos o plumosos.

El fruto y el embrión son únicos y característicos de la familia tanto que definen la monofília del grupo (Figura 1F, G; Sendulsky et al., 1987). El fruto es una cariópside, seca, monocárpica, con el pericarpio fusionado a la testa de la semilla y generalmente indehiscente. La morfología básica de la cariópside se presenta en casi todas las gramíneas, sin embargo, en algunos bambues esta puede ser carnosa y en algunas cloridoideas el pericarpio se desprende de la semilla cuando absorve humedad. El embrión tiene una posición lateral con respecto a la cariópside (Figura 1F) y es muy especializado; se pueden observar los siguientes órganos: escutelo, coleoriza, coleóptilo y a veces un apéndice denominado epiblasto

(Figura 1G). En un grupo grande de gramíneas, la vascularización del embrión presenta un entrenudo alargado en el mesocotilo (entrenudo mesocotilar, Figura 1G), mientras que en el resto de la familia este entrenudo está muy reducido o no se presenta.

Dentro de las Poaceae, las adaptaciones para la dispersión de los frutos son muy variadas (Davidse, 1987) y se supone que forman la base del éxito evolutivo de la familia. Generalmente las modificaciones de las espiguillas se pueden correlacionar con el tipo de dispersión. El fruto normalmente se separa de la inflorescencia en la lema y pálea, y son precisamente estas brácteas las que frecuentemente muestran las adaptaciones para dispersión. En géneros como ***Stipa*** o ***Aristida***, el flósculo está endurecido, se presenta un callo agudo (a veces con pelos retrorsos) y una arista larga y torcida. La dispersión de estos géneros puede ocurrir por el viento, o tal vez por medio de un animal, pero cuando cae el flósculo al suelo, la arista responde a la humedad y con el callo puede entrar al suelo en una forma de autosiembra. En otras gramíneas como ***Pharus***, ***Cenchrus***, o ***Tragus*** las diasporas presentan ganchos u otras estructuras que le permiten adherirse a la piel o plumas de animales (epizoocoria) para su dispersión. Las Paniceae y algunos taxa de la tribu Stipeae presentan flósculos endurecidos que protegen a la cariópside en gran medida, cuando son ingeridas por animales. Un ejemplo de esta adaptación es ***Lasiacis***, cuyas espiguillas se toman púrpuras en la madurez, simulando o imitando frutos carnosos que generalmente son ingeridos por aves. En muchas especies de la tribu Olyreae existe un entrenudo debajo del flósculo que funciona como eleosoma para facilitar su dispersión, probablemente por hormigas (Davidse, 1987; Judziewicz et al., 1999). Algunas especies del género ***Raddia*** (Olyreae) poseen un tipo de dispersión explosiva (Sendulsky, 1993). En ***Jouvea***, una gramínea de dunas, la cariópside se encuentra dentro de una estructura carnosa, la cual es un entrenudo modificado que sirve para flotación.

Otro juego de adaptaciones que se considera muy importante en la evolución de las gramíneas es la presencia de un meristemo intercalar y la capacidad para la reproducción vegetativa. La construcción modular de fitómeros confiere a las gramíneas una amplia flexibilidad morfológica en la producción de culmos, rizomas o estolones, dependiendo de las condiciones de luz, nutrientes y competencia por otras plantas (Coughenour, 1985; Clark & Fisher, 1987). Los meristemos intercalares del entrenudo y de la lámina (Figura 1A) permiten a la planta recuperarse rapidamente de incendios y forrajeo. De hecho se habla de una coevolución entre ungulados y gramíneas (Stebbins, 1981).

La capacidad fotosintética de las plantas C_4 también fue clave en la evolución y diversificación de esta familia. La fotosíntesis C_4 representa una ventaja en condiciones de alta luz, alta temperatura, niveles bajos de CO_2 y/o falta de agua (Hattersley & Watson, 1992), y ha permitido a varios linajes de gramíneas adaptarse a hábitats secos y/o cálidos. La localización del complejo enzimático RuBisCO y el ciclo Calvin-Benson (C_3) en las células de la vaina exterior de los haces vasculares (Figura 2) elimina la competencia entre O_2 y CO_2 para la RuBisCO (es decir, se evita la fotorespiración) por lo tanto, las plantas C_4 son más eficientes con los recursos disponibles que las plantas C_3 bajo las condiciones mencionadas. La presencia de fotosíntesis C_4 está correlacionada con una anatomía especial (Figura 2) que se ha llamado anatomía kranz o síndrome de kranz. Dependiendo de los grupos, hay una

(Panicoideae, Chloridoideae y ***Stipagrostis***) o dos (***Aristida***) vainas exteriores de los haces vasculares cuyas células son grandes y llenas de cloroplastos. Por otro lado, también existe una alta densidad de haces vasculares en la lámina de las plantas C_4 (Sinha & Kellogg, 1996).

Filogenia de las Poaceae

A finales del siglo XIX Celakovsky (1889) propuso a ***Streptochaeta*** (Figura 3) como el género más primitivo entre gramíneas, basandose principalmente en la estructura de la espiguilla. Schuster (1910) estuvo de acuerdo con Celakovsky, pero ningún investigador en esa epoca presentó una hipótesis completa de relaciones evolutivas dentro de la familia. Bews (1929) propuso una hipótesis sobre la evolución de las gramíneas, pero no tomó en cuenta las ideas de Celakovsky y Schuster. Basado en datos morfoanatómicos y citológicos, Roshevits (1937) fue el primer autor que publicó una hipótesis filogenética para la familia entera, colocando a ***Streptochaeta*** en la base como la gramínea más primitiva, además reconoció la relación estrecha entre las arundinoideas, las cloridoideas y las panicoideas. El trabajo de Roshevits no fue reconocido en los paises occidentales durante mucho tiempo debido a que fue publicado en ruso y poco tiempo antes de la segunda guerra mundial. Mientras tanto, en Europa, Japón, Sudamérica y Estados Unidos de América se publicaron varios esquemas de relaciones evolutivas entre los grandes grupos de gramíneas (e.g., Tateoka, 1957; Prat, 1960; Caro, 1982; Clayton & Renvoize, 1986). En la mayoría de los casos, los bambues sin análisis crítico fueron propuestos como el grupo antecesor, o por lo menos como el grupo más primitivo.

Las ideas respecto a las familias relacionadas a las Poaceae y las relaciones evolutivas dentro de la familia misma empezaron a cambiar con la aplicación de técnicas cladísticas para el análisis de relaciones filogenéticas en los años 80. Dahlgren et al. (1985) reconocieron que las Flagellariaceae, las Restionaceae, las Joinvilleaceae y otras tres familias del hemisferio sur exceptuando a las Cyperaceae y Juncaceae, son las familias más relacionadas a las Poaceae que en conjunto forman al orden Poales. Este esquema evolutivo está basado en varios caracteres derivados y compartidos, entre ellos la presencia de hojas dísticas y la estructura del polen. La monofilia del orden Poales fue confirmada con datos moleculares (Doyle et al., 1992), y las Joinvilleaceae resultaron ser la familia hermana de las Poaceae (Campbell & Kellogg, 1987; Doyle et al., 1992).

Kellogg & Campbell (1987) realizaron el primer análisis cladístico de las Poaceae, basado en caracteres morfoanatómicos. En este análisis las pooideas resultaron ser el linaje más primitivo de las gramíneas. Los bambues que antes fueron considerados como los más primitivos o antecesores, resultaron conformar un grupo derivado y con un antecesor en común (es decir, formaron un grupo monofilético) debido a la posesión de pseudopecíolos, anatomía foliar única (con células fusiformes), y otros caracteres. A partir de entonces, comenzaron a proliferar análisis de la familia basados en datos moleculares (Hamby & Zimmer, 1988; Doebley et al., 1990; Davis & Soreng, 1993; Nadot et al., 1994; Barker et al., 1995; Clark et al., 1995; Duvall & Morton, 1996; Liang & Hilu, 1996), sin embargo los primeros estudios incluyeron pocos representantes de los bambúes (véase Clark et al., 1995

para una discusión más detallada). Los estudios moleculares de Davis & Soreng (1993; sitios de restricción del cloroplasto), Clark et al. (1995; secuencia del gene *ndhF* del cloroplasto) y Duvall & Morton (1996; secuencia del gene *rbcL* del cloroplasto) aportaron evidencias que las Bambusoideae en el sentido tradicional es un grupo polifilético, es decir, incluye elementos no derivados de un antecesor común, como ciertos elementos herbáceos (entre ellos ***Anomochloa***, ***Streptochaeta***, y las Phareae) que actualmente representan las líneas más antiguas de la familia. En los últimos cinco años, se han generado varios conjuntos de datos ambos morfoanatómicos y moleculares para toda la familia, sin embargo, hasta el momento no se ha publicado un análisis con más de dos conjuntos de datos (Soreng & Davis, 1998). En 1996 fue formado un grupo de 12 agrostólogos para el estudio de la filogenia de las gramíneas (Grass Phylogeny Working Group o GPWG), cuyo objetivo es juntar los varios conjuntos de datos y hacer un análisis combinado. Aquí se presentan los resultados preliminares de este estudio.

Incluimos ocho conjuntos de datos {uno estructural (morfología, anatomía, citología, y cambios estructurales en el cloroplasto); cuatro del cloroplasto (sitios de restricción y secuencias de los genes *ndhF, rbcL*, y *rpoC2*); y tres del núcleo [secuencias de los genes *waxy* y fitocromo B, y de la región ITS (internal transcribed spacer)]} para un total de 57 gramíneas y cuatro representantes de otras familias de las Poales (GPWG, en revisión). Se utilizaron los programas PAUP* (Swofford, 1998) y NONA (Goloboff, 1993) para correr los análisis cladísticos. Uno de los cladogramas de este análisis (Figura 4) muestra los grupos principales de la familia, confirmando que los clados mayores que la divergencia más antigua es entre las Anomochlooideae (***Anomochloa*** y ***Streptochaeta***) y el resto de la familia. Las siguientes líneas basales son las Pharoideae y un clado que incluye dos tribus africanas, las Puelieae y Guaduelleae. Todos estos grupos anteriormente formaban parte de las tradicionales Bambusoideae (Soderstrom & Ellis, 1987; Clark et al., 1995). Después del clado africano, se observa una divergencia entre dos grupos grandes de gramíneas, el clado BOP y el clado PACC. El clado BOP incluye a las pooideas, orizoideas, y bambúes verdaderos, y el clado PACC (reconocido por primera vez por Roshevits en 1937) incluye a las panicoideas, arundinoideas, cloridoideas y centothecoideas.

Ahora que se cuenta con una hipótesis mejor fundamentada (como se describió anteriormente) sobre la evolución de las gramíneas a nivel de grandes grupos, se puede empezar a investigar con más confianza la evolución de cada uno de los grandes grupos, así como también sus relaciones filogenéticas. Es importante resaltar que la filogenia y relaciones evolutivas dentro de la familia deben reflejarse en una clasificación filogenética actualizada (Wiley et al., 1991). Esto significa que es necesario reevaluar la clasificación de las gramíneas a nivel de subfamilia, así como también en niveles taxonómicos interiores. Los primeros trabajos al respecto están representados por la subdivisión de las tradicionales Bambusoideae en varios grupos monofiléticos (Clark & Judziewicz, 1996; Zhang & Clark, en revisión; Clark et al., en revisión) y finalmente se está preparando una nueva clasificación de las Poaceae a nivel de subfamilia (GPWG, en prep.).

Evolución de las Poaceae

De acuerdo a la distribución geográfica de las familias relacionadas con las Poaceae y de las líneas basales de la familia, las Poaceae se originaron en Gondwana. La fitogeografía y la presencia de polen del tipo graminoide sugieren un origen antes del fin del Cretácico (Linder, 1987), sin embargo los fósiles confirmados para las gramíneas aparecen en el Paleoceno y Eoceno del Terciario (Thomasson, 1987; Crepet & Feldman, 1991; Soreng & Davis, 1998). Por lo tanto se puede definir una edad mínima de aproximadamente 65 a 55 millones de años para la familia (Soreng & Davis, 1998). El embrión tipo graminoide se encuentra en todas las gramíneas, y sirve como la sinapomorfia morfológica principal para la familia, indicando un origen común (Figura 4, sinapomorfia 1).

Anomochloa y ***Streptochaeta*** representan la línea más antigua dentro de la familia (Figura 4). Ambos géneros son plantas perennes de bosque tropical, con hojas anchas y pseudopecioladas, clorénquima con células fusiformes, inflorescencias bracteadas, y estructuras reproductivas con una flor que carecen de lodículas. ***Anomochloa*** es un género monoespecífico que se encuentra sólo en tres localidades en Bahia, Brasil (Judziewicz & Soderstrom, 1989). Sus hojas y "espiguillas" son dísticas, sin embargo no se pueden identificar la lema y la pálea como se observen en las espiguillas de otras gramíneas. El género ***Streptochaeta*** (Figura 3) tiene tres especies ampliamente distribuidas en Centro- y Sudamérica. Su filotaxia es espiral (Judziewicz & Soderstrom, 1989) y tampoco se distingue la lema y la pálea como en otras gramíneas. En cambio en la Phareae (Pharoideae), la siguiente línea basal, las Phareae (Pharoideae), poseen una lema y una pálea bien diferenciadas (es decir, tiene una espiguilla del tipo graminoide) y las espiguillas masculinas pueden presentar lodículas en las espiguillas masculinas (Figura 4, sinapomorfias 2 y 3; Judziewicz, 1987; Soderstrom et al., 1987). Esta tribu retuvo ciertos caracteres plesiomórficos como hojas anchas y pseudopecioladas, así como células fusoides en el clorénquima, sin embargo muestra también caracteres únicos (es decir, autapomorfias) como nervación oblícua en las láminas, láminas resupinadas, y pelos en forma de gancho en la lema femenina y a veces presentes en las ramas de la inflorescencia. Las Pharoideae probablemente se diversificaron hace 30-45 millones de años, como lo demuestra el fósil de una espiguilla femenina (Poinar & Columbus, 1992; Iturralde-Vinent & MacPhee, 1996).

De acuerdo a la interpretación y definición tanto morfológica como molecular de las líneas basales de la familia, se puede inferir que el ancestro común de las gramíneas fue una planta perenne del bosque tropical. Morfológicamente poseía hojas con láminas anchas y pseudopecioladas, células fusoides en el clorénquima, un "flósculo" o flor por "espiguilla", y probablemente seis estambres y tres estigmas. A partir de este ancestro, la diversificación inicial se dió hacia bosques tropicales y/o subtropicales. Consecuentemente, los grupos basales de la familia que poseen caracteres pleisomórficos fueron segregados de la tradicional subfamilia Bambusoideae, y elevados a la categoría de subfamilia (Clark & Judziewicz, 1996).

El siguiente clado basal es el formado por las tribus Puelieae y Guaduelleae, cuyos representantes retuvieron el hábito de las gramíneas más primitivas y habitan también en

bosques tropicales. Sin embargo, se dió un cambio importante, aparecieron espiguillas multiflosculadas (Figura 4, sinapomorfia 4). Además de esta interpretación morfológica de este grupo, también existen evidencias moleculares como la inserción de 15 pares de bases de nucleótidos en el gene *ndhF* en todas las gramíneas exceptuando las dos subfamilias basales y la tribu Oryzeae (Figura 4, sinapomorfia 5). La ausencia de esta inserción en las Oryzeae muy probablemente representa un carácter derivado (Clark et al., 1995; Zhang, 1996). Es evidente que el clado Puelieae/Guaduelleae representa un grupo monofilético separado de las Bambusoideae, en consecuencia se está en el proceso de describir a este clado como una nueva subfamilia (Clark et al., en revisión).

La siguiente diversificación importante se dió entre los clados BOP (Bambusoideae, Oryzoideae y Pooideae) y PACC (Panicoideae, Arundinoideae, Chloridoideae y Centothecoideae) (Figura 4). La diversificación de estos clados principales probablemente ocurrió rápida y explosivamente, como lo muestran los entrenudos cortos del cladograma en varios análisis (p.e., Clark et al., 1995), durante los períodos Oligoceno y Mioceno coincidiendo con grandes cambios climáticos (Soreng & Davis, 1998). Los macrofósiles representativos (espiguillas, pedazos de hojas) de los clados BOP y PACC indican que estos grupos aparecieron antes del fin del Mioceno hace cinco millones de años (Thomasson, 1987). Los cambios climáticos generaron "nuevos habitats" con climas secos y cálidos, que fueron aprovechados por algunas gramíneas "preadaptadas" para sobrevivir incendios y forrajeo. Ante esta nueva oportunidad ecológica se supone que se desarrollaron y diversificaron las gramíneas con fotosíntesis C_4 del clado PACC, y se sugiere que la fotosíntesis C_4 fue importante en la evolución de este clado.

A pesar de que en los análisis realizados se pueden distinguir los dos grandes grupos, las evidencias que soporten al clado BOP son muy débiles, ya que la mayoría de las características que unifican al grupo son simplesiomorfias. Sin embargo, es probable que este grupo se originó en una o más líneas evolutivas basales al clado PACC.

Los verdaderos bambúes (subfamilia Bambusoideae s. s.) conforman a la única línea mayor (es decir, con bastante diversidad) de la familia que está enteramente adaptado a los bosques (Judziewicz et al., 1999). Sin embargo, no se sabe si los bambúes y sus antecesores inmediatos siempre han permanecido en los bosques, o si se adaptaron a este habitat de manera secundaria durante la rápida diversificación de la familia en los períodos Oligoceno-Mioceno del Terciário. Este clado retuvo la simplesiomorfia de células fusoides en el clorénquima, pero se lo define por la presencia de células raquimorfas asimetricamente invaginadas. La subfamilia está constituida por las tribus Olyreae y Bambuseae, bambúes herbáceos y leñosos respectivamente (Zhang & Clark, en revisión). La tribu Olyreae, con unas 100 especies, se encuentra generalmente en sotobosques de bosques húmedos tropicales, posee espiguillas monoflosculadas y unisexuales, y su diversidad es casi totalmente americana (Judziewicz et al., 1999). La tribu Bambuseae incluye más de 1,200 especies en el mundo, y se caracteriza por la presencia de culmos leñosos, hojas caulinares, ramificación vegetativa compleja, y una floración cíclica, gregaria, y monocárpica (Judziewicz et al., 1999). Los bambúes leñosos tienen un papel muy importante en la dinámica de los bosques, porque son plantas colonizadoras que se establecen en claros o donde han habido perturba-

ciones, y sus rizomas estabilizan al suelo. Debido a su gran producción de biomasa, forman un recurso para muchos animales tanto vertebrados como invertebrados (Judziewicz et al., 1999). Cuando las plantas florecen y mueren, dejan una gran área descubierta, y se supone que el claro formado vuelve a ser ocupado por el bosque.

Los arroces (subfamilia Oryzoideae o Ehrhartoideae) representan un clado que probablemente se originó en el bosque, ya que el género ***Streptogyna*** aparece basal en esta línea en ciertos análisis (GPWG, en revisión). Sin embargo, después se diversificó hacia varios tipos de hábitats más abiertos y áridos como las Ehrharteae y a sitios abiertos y húmedos como las Oryzeae. Si se asume que ***Streptogyna*** es basal en el clado, entonces la diversificación del clado coincidió con la reducción de espiguillas multiflosculadas a uniflosculadas y de tres a dos lodículas.

La subfamilia Pooideae es una línea muy diversa con más de 3,000 especies principalmente adaptada a hábitats de zonas templadas y en elevaciones altas de la zona tropical. Los grupos basales de la Pooideae se encuentran en los bosques (Clark et al., 1995; GPWG, en revisión), indicando que este clado probablemente también se originó en los bosques. Con pocas excepciones, los miembros de las Pooideae carecen de micropelos bicelulares, y comparten un embrión sin epiblasto y sin la invaginación entre el escutelo y la coleoriza. Las principales tribus de las Pooideae incluyen a las Stipeae, Meliceae, Hordeeae (trigo, cebada y otros cereales), Aveneae, y Poeae. Las tribus Brachyelytreae, Phaenospermatae y Diarrheneae que anteriormente eran consideradas bambusoideas, ahora se han asignado a la subfamilia Pooideae (GPWG, en revisión).

El clado PACC es un grupo monofilético cuyos miembros comparten la presencia de un entrenudo elongado del mesocótilo en el embrión (Figura 4, sinapomorfia 6). En la evolución de la familia, la fotosíntesis C_4 se originó y diversificó (entre dos y tres veces, tal vez más) únicamente en el clado PACC (Hattersley & Watson, 1992; Sinha & Kellogg, 1996). Ya que la diversificación del clado PACC occurió en el Mioceno (Thomasson, 1987), es muy probable que el tipo de fotosíntesis C_4 se haya originado en este período si no en el Oligoceno. Se supone que en los grandes cambios climáticos a nivel mundial en este período, el origen y diversificación del tipo de fotosíntesis C_4 representó un papel clave en la diversificación de este clado hacia hábitats más secos, más cálidos y/o con más luz (Hattersley & Watson, 1992).

No obstante que el clado PACC se considera monofilético, todavía existen problemas de delimitación interna, por el momento se reconocen las subfamilias Panicoideae, Arundinoideae, Centothecoideae, y Chloridoideae (GPWG, en revisión). En los análisis realizados las Centothecoideae siempre aparecen como el grupo hermano a las Panicoideae (GPWG, en revisión). En cuanto a la subfamilia Arundinoideae s. l., es evidente que es un grupo polifilético (Kellogg & Campbell, 1987; Barker et al., 1995) y que se tiene que reevaluarla y muy problemente colocar varios taxa en otras subfamilias. Finalmente, es muy probable que la definición de la subfamilia Chloridoideae sea modificada para incluir algunas tribus, como está sucediendo en las Pooideae.

La subfamilia Panicoideae es un grupo diverso con más de 3,000 especies (Clayton &

Renvoize, 1986) que se encuentran mundialmente en las zonas tropicales y subtropicales, así como también en zonas templadas a nivel mundial. La mayoría de los miembros de esta subfamilia poseen espiguillas dorsalmente comprimidas con dos glumas, una lema estéril y un flósculo fértil (a veces hay dos flósculos fértiles). En las Paniceae, una de las dos tribus principales, la lema y pálea del flósculo fértil están indurecidas, mientras en la Andropogoneae, la otra tribu principal, las glumas están indurecidas. Encuanto al tipo de fotosíntesis, muchas especies de las Paniceae son C_4 pero también hay C_3, mientras que en las Andropogoneae son totalmente C_4.

La subfamilia Centothecoideae anteriormente incluía una sola tribu, la Centotheceae (Clayton & Renvoize, 1986), sin embargo según los análisis cladísticos es necesario agregar la tribu Thysanolaeneae y posiblemente al género ***Gynerium***. En general la subfamilia posee bastante variación en las espiguillas. La subfamilia es totalmente C_3, sin embargo, es un grupo poco conocido y es necesario realizar más estudios en este grupo.

Basados en los últimos análisis (GPWG, en revisión), la subfamilia Arundinoideae probablemente quedará constituida con una sola tribu, la Arundineae (menos la Danthonieae). Esta tribu está representada por las especies de carrizo ***Arundo donax*** y ***Phragmites australis***, y todas las integrantes de la tribu poseen el tipo de fotosíntesis C_3. Las tribus Aristideae (C_3 y C_4), Eriachneae (C_4), Micraireae (C_3), y Danthonieae (C_3) que anteriormente formaban parte de la subfamilia Arundindoideae están más relacionadas con las Chloridoideae, aunque todavía no se han resuelto los detalles filogenéticos.

La subfamilia Chloridoideae s. s. es una línea casi totalmente C_4 con aproximadamente 1,400 especies, principalmente de hábitats áridos y/o cálidos, y algunas especies se han adaptado a suelos salinos (Clayton & Renvoize, 1986). Existe una tendencia general a la reducción del número por agrupación de las nervaduras en la lema caracterizando así a la subfamilia, con lemas con una o tres nervaduras. Datos moleculares indican que los géneros basales de la subfamilia incluyen ***Pappophorum***, ***Enneapogon***, y ***Uniola*** entre otros, y sus lemas poseen cinco o más nervios (K. Hilu, comunicación personal).

Finalmente, aún cuando ya se cuenta con un esquema filogenético de la familia Poaceae, todavía existe mucho trabajo para refinar y establecer con más precisión la filogenia del grupo. Existen muchos datos ecológicos, fisiológicos, genéticos, morfológicos, anatómicos y de mejoramiento que pueden ser mejor organizados e integrados al conocimiento de la familia através de su filogenia. La filogenia de un grupo permite la formación de hipótesis de evolución que se pueden probar, por ejemplo para dirigir una investigación de desarrollo y evolución de la morfología y su base genética. Usando sistemas modelos como el trigo, arroz o maíz, para los cuales existen muchos datos genéticos incluyendo la función y localización de genes específicos, se puede empezar a buscar genes homólogos y estudiar sus efectos en especies cercanas a las cultivadas, precisamente porque se cuenta con una filogenia bien apoyada. El trabajo de Sinha & Kellogg (1996) es otro ejemplo del empleo de la filogenia, en este caso para investigar la evolución de la fotosíntesis C_4 en la familia. Una filogénia no es el fin en si, sino una base para la continuación de investigaciones.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. Isidoro Sánchez Vega por su invitación a participar en el VII Congreso Nacional de Botánica en Cajamarca, Perú, el cual estuvo bajo su dirección. El trabajo filogenético presentado en este artículo está basado principalmente en los análisis cladísticos realizados en los últimos dos años por el "Grass Phylogeny Working Group," sin embargo la responsibilidad para el contenido del presente es de Lynn G. Clark.

Literatura citada

Barker, N. P., H. P. Linder & E. H. Harley. 1995. Polyphyly in the Arundinoideae (Poaceae): Evidence from *rbcL*. Syst. Bot. 20: 423-435.

Bews. J. W. 1929. The world's grasses: Their differentiation, distribution, economics, and ecology. Longmans Green, London.

Campbell, C. S. & E. A. Kellogg. 1987. Sister group relationships of the Poaceae. pp. 217-224 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Caro, J. A. 1982. Sinópsis taxonómica de las gramíneas argentinas. Dominguezia 4: 1-51.

Celakovsky, L. 1889. Über den Ärchenbau der brasilianische Grasgattung *Streptochaeta* Schrader. Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss. Prag., Math.-Naturwiss. Cl. 3: 14-42.

Clark, L. G. & J. Fisher. 1987. Vegetative morphology of grasses: shoots and roots. pp. 37-45 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Clark, L. G. & E. J. Judziewicz. 1996. The grass subfamilies Anomochlooideae and Pharoideae (Poaceae). Taxon 45: 641-645.

Clark, L. G. & R. W. Pohl. 1996. Agnes Chase's First Book of Grasses. 4th ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Clark, L. G., W. Zhang y J. F. Wendel. 1995. A phylogeny of the grass family (Poaceae) based on *ndhF* sequence data. Syst. Bot. 20: 436-460.

Clark, L. G., M. Kobayashi, S. Mathews, R. E. Spangler and E. A. Kellogg. En revisión. The Puelioideae, a new subfamily of grasses. Syst. Bot.

Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. Genera Graminum, grasses of the world. Her Majesty's Stationery Office, London.

Coughenour, M. B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: Adaptations, exaptations, and interacting processes. Ann. Missouri Bot. Gard. 72: 852-863.

Crepet, W. L. & G. D. Feldman. 1991. The earliest remains of grasses in the fossil record. Amer. J. Bot. 78: 1010-1014.

Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford & P. F. Yeo. 1985. The families of the monocotyledons. Springer-Verlag, New York.

Davidse, G. 1987. Fruit dispersal in the Poaceae. pp. 143-155 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Davis, J. I. & R. J. Soreng. 1993. Phylogenetic structure in the grass family (Poaceae) as inferred from chloroplast DNA restriction site variation. Amer. J. Bot. 81: 1444-1454.

Doebley, J., M. Durbin, D. M. Golenberg, M. T. Clegg & Din Pow Ma. 1990. Evolutionary analysis of the large subunit of carboxylase (*rbcL*) nucleotide sequence among the grasses (Gramineae). Evolution 44: 1097-1108.

Doyle, J. D., J. I. Davis, R. J. Soreng, D. Garvin & M. J. Anderson. 1992. Chloroplast DNA inversions and the origin of the grass family (Poaceae). Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 89: 7722-7726.

Duvall, M. R. & B. R. Morton. 1996. Molecular phylogenetics of Poaceae: An expanded analysis of *rbcL* sequence data. Molec. Phylogenet. Evol. 5: 352-358.

Goloboff, P. 1993. Nona, version 1.16 (computer software and manual). Distribuido por el autor.

Grass Phylogeny Working Group. In review. A phylogeny of the grass family (Poaceae), as inferred from eight character sets. pp. XX-XX In Jacobs, S. W. L. and J. E. Everett (eds.), Proceedings of the Second International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons. Vol. 2 Symposium on Grass Systematics and Evolution. CSIRO, Melbourne.

Hamby, R. K. & E. A. Zimmer. 1988. Ribosomal RNA sequences for inferring phylogeny within the grass family Poaceae. Pl. Syst. Evol. 160: 29-38.

Hattersley, P. W. and L. Watson. 1992. Diversification of photosynthesis. pp. 38-116 In Chapman, G. P. (ed.), Grass evolution and domestication. Cambridge University Press, Cambridge.

Iturralde-Vinent, M. A. & R. D. E. MacPhee. 1996. Age and paleogeographical origin of Dominican amber. Science 273: 1850-1852.

Judziewicz, E. J. 1987. Taxonomy and morphology of the tribe Phareae (Poaceae: Bambusoideae). Ph. D. dissertation, University of Wisconsin, Madison.

Judziewicz, E. J. and T. R. Soderstrom. 1989. A taxonomic-anatomical-morphological study of the Anomochloeae and Streptochaeteae (Poaceae). Smithsonian Contr. Bot. 68: 1-52.

Judziewicz, E. J., L. G. Clark, X. Londoño & M. J. Stern. 1999. American Bamboos. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Kellogg, E. A. & C. S. Campbell. 1987. Phylogenetic analyses of Gramineae. pp. 310-322 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Liang, H. & K. W. Hilu. 1996. Application of the *matK* gene sequences to grass systematics. Canad. J. Bot. 74: 125-134.

Linder, H. P. 1987. The evolutionary history of the Poales—Restionales: A hypothesis. Kew Bull. 42: 297-318.

Nadot, S., R. Bajon and B. Lejeune. 1994. The chloroplast gene *rps4* as a tool for the study of Poaceae phylogeny. Pl. Syst. Evol. 191: 27-38.

Poinar, G. O. & J. T. Columbus. 1992. Adhesive grass spikelet with mammalian hair in Dominican amber: First fossil evidence of epizoochory. Experientia 48: 906-908.

Prat, H. 1960. Vers une classification naturelle des Gramineés. Bull. Soc. Bot. France 107: 32-79.

Roshevits, Yu. 1937. Zlaki. Vvedenie v izuchenie kormovykhi I khlebnyky zlakov. [Grasses. An introduction to the study of fodder and cereal grasses. English translation for the Smithsonian Institution and the National Science Foundation. 1980. Indian National Scientific Documentation Center, New Delhi.]

Schuster, J. 1910. Über die Morphologie der Grasblüte. Flora 100: 213-266.

Sendulsky, T. 1993. First report of ballistochory in the Poaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 80: 518-521.

Sendulsky, T., T. S. Filgueiras & A. G. Burman. 1987. Fruits, embryos, and seedlings of the Gramineae. pp. 31-36 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Sinha, N. R. and E. A. Kellogg. 1996. Parallelism and diversity in multiple origins of C4 photosynthesis in the grass family. Amer. J. Bot. 83: 1458-1470.

Soderstrom, T. R. & R. P. Ellis. 1987. The position of bamboo genera and allies in a system of grass classification. pp. 225-238 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Soderstrom, T. R., R. P. Ellis & E. J. Judziewicz. 1987. The Phareae and Streptogyneae of Sri Lanka: A morphological-anatomical study. Smithsonian Contr. Bot. 65: 1-26.

Soreng, R. J. & J. I. Davis. 1998. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): Simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. The Bot. Rev. 64: 1-85.

Stebbins, G. L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 75-86.

Swofford, D. L. 1998. PAUP* (beta version). Smithsonian Institution, Washington, D. C.

Tateoka, T. 1957. Miscellaneous papers on the phylogeny of Poaceae, X: Proposition of a new phylogenetic system of Poaceae. J. Japan. Bot. 32: 275-287.

Thomasson, J. R. 1987. Fossil grasses: 1820-1986 and beyond. pp. 159-167 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Watson, L. & M. J. Dallwitz. 1992. The Grass Genera of the World. CAB International, Wallingford, UK.

Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks and V. A. Funk. 1991. The Compleat Cladist: A Primer of Phylogenetic Procedures. University of Kansas Museum of Natural History Special Publication No. 19: 1-158.

Zhang, W. 1996. Phylogeny and classification of the bamboos (Poaceae: Bambusoideae) based on molecular and morphological data. Ph. D. dissertation, Iowa State University, Ames.

Zhang, W. and L. G. Clark. In revision. Phylogeny and classification of the Bambusoideae (Poaceae). pp. XX-XX In Jacobs, S. W. L. and J. E. Everett (eds.), Proceedings of the Second International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons. Vol. 2 Symposium on Grass Systematics and Evolution. CSIRO, Melbourne.

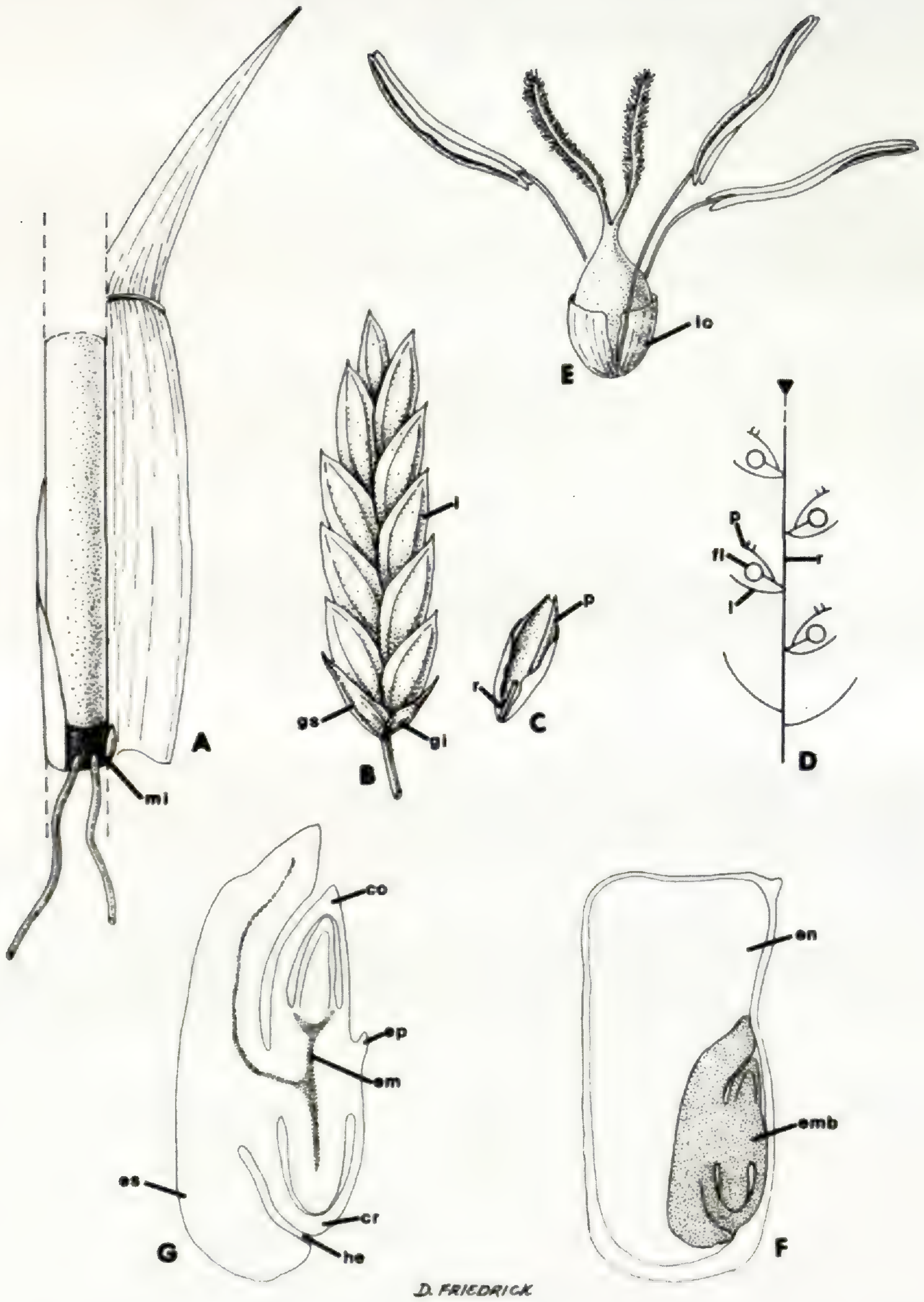


Figura 1. Morfología de la familia Poaceae. A. Fitómero vegetativo. B. Espiguilla multiflosculada. C. Un flósculo separado de una espiguilla multiflosculada. D. Diagrama de una espiguilla multiflosculada. E. Flor. F. Cariópside con el embrión en una posición lateral. G. Embrión generalizado. co - coelóptilo; cr - coleoriza; em - entrenudo mesocotilar; emb - embrión; en - endosperma; ep - epiblasto; es - escutelo; fl - flor; gi - gluma inferior; gs - gluma superior; he - hendidura escutelar; l - lema; lo - lodícula; mi - meristemo intercalar; p - palea; r - entrenudo de la raquilla.

Figura 2. Sección transversal de la hoja de una especie de ***Bouteloua***, mostrando un tipo de fotosíntesis C$_4$. Fotografía por L. G. Clark.

Figura 3. Una planta de ***Streptochaeta spicata*** subsp. ***spicata***, mostrando las hojas anchas y la inflorescencia. Fotografía por L. G. Clark.

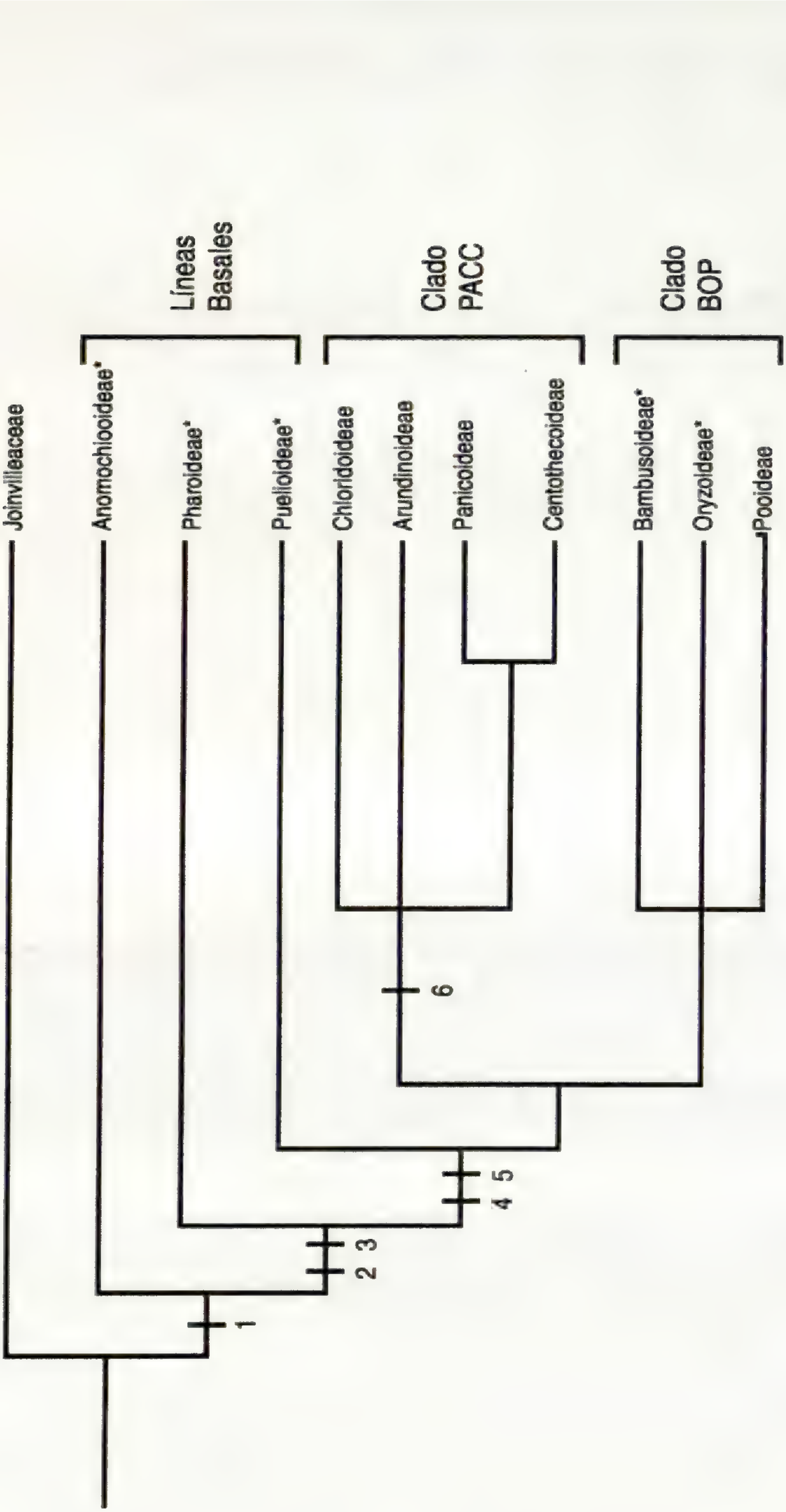


Figura 4. Cladograma mostrando las líneas mayores de la familia Poaceae. * - Grupos anteriormente clasificados en la subfamilia Bambusoideae. Sinapomorfias: 1 - embrión tipo graminoide en posición lateral; 2 - espiguillas tipo graminoide (con la lema y palea bien diferenciadas); 3 - lodículas; 4 - espiguillas multiflosculadas; 5 - inserción de 15 pares de bases en el gene ndhF del cloroplasto; 6 - entrenudo mesocotilar elongado.

Arnaldoa
6(2): 45 - 80 . 1999

The Araceae of Peru - distribution, species diversity and centers of endemism

THOMAS B. CROAT
P. A. Schulze Curator of Botany
Missouri Botanical Garden
P.O. Box 299
St. Louis, Missouri, 63166, USA

Abstract

Peru has the highest level of generic diversity in Araceae of any country in the world Peru with 25 native genera and is also relatively high in species diversity. Genera occurring in Peru which do not range further north are ***Asterostigma, Filarum, Gorgonidium, Spathantheum, Synandrospadix*** and ***Taccarum.*** Alternatively ***Chlorospatha,*** so common in the north are rare in Peru. Most Peruvian Araceae occur on the mesic eastern slopes of the Andes and in the Amazon lowlands. Endemic species occur in many parts of Peru including the arid northwest and the intermountain valleys between the Cordillera Occidental and the Cordillera Oriental but are rarely found in the Amazon lowlands. Peruvian Araceae are divided here into six different ecological categories and the number of species in each category are given: Amazonia (150-500 m) **85** spp.; Amazonia & Andino Bajo (150-1000 m) **52** spp.; Amazonia-Andino Alto (150-2000 m) **7** spp.; Andino (500-1500 m) **41** spp.; Andino Alto (500-2000 m) **13** spp. and Andino Muy Alto (1500-3500 m) **17** spp. Finally, the paper summarizes the current state of knowledge about each genus in Araceae in Peru.

Introduction

The Araceae, with 105 genera and roughly 3200 species is nearly world wide in distribution. There are two major centers of species diversity, in tropical Asia and tropical America, with similar numbers of indigenous genera, 43 for Asia and 36 for America (Croat, 1979). Out of the 36 neotropical genera 33 are endemic. While the Paleotropics has more genera than the Neotropics (60 versus 36) the latter area contains roughly two-thirds the species of the world's Araceae.

Species richness of Araceae is greatest between sea level and middle elevations up to about 1500 meters. While some species may range up to about 3750 m, species diversity above 2000 m is very low. They are known from a wide variety of life zones from tropical dry forest to lower montane rainforest but are most common in tropical moist forest, premontane wet forest and tropical wet forest.

Our level of knowledge of the systematics of the neotropical Araceae varies greatly from area to area, owing largely to recent revisionary work or to the interest and area concentrated on by particular workers, e.g., G. S. Bunting in Mexico (Bunting, 1965) and

Venezuela (Bunting, 1979, 1988, 1995), Croat in Panama and Central America (Croat 1983, 1986a, 1986b, 1986c, 1987a, 1987b, 1988, 1991) and Croat & Grayum in Costa Rica. Central America is much more well known than South America. With the exception of Argentina, Paraguay and Venezuela, no South American countries are well known from the standpoint of the Araceae.

Although the Amazon basin has a number of species that are wide ranging and sometimes relatively common, many species in the family are endemic to relatively small regions. Endemism is also especially high in the Andes of western South America, including the eastern range of the Andes which extends into Venezuela. Endemism is also high in the Guiana Highlands and in parts of North America, especially in Mexico, Costa Rica and Panama.

Because of the high rate of endemism and the very high speciation in many parts of the Andes, our taxonomic knowledge of all but a few areas of the Andes is very poor. Although selected areas of the Colombian Andes, such as the region of Popayán in Cauca Department, the department of Antioquia, and the department of Cundinamarca, especially around Bogota, were well collected in the late Nineteenth Century by collectors such as J. G. C. Lehmann, in time to have their material included in the revisions of both Schott (1860) or Engler (1905), many areas have not been collected well until recent times.

Actual species numbers are difficult to calculate for Araceae of South American countries. With the exception of the Argentina and Paraguay (neither with an important aroid flora) few other countries in South America have a recently published flora with the Araceae. Surinam (Jonker-Verhoef & Jonker, 1953) and Peru (Macbride, 1936) have completed but rather out of date floras. Of the larger countries, Venezuela with at least 266 species and an additional 25 subspecies or varieties, is the only large country that is well known owing to work by Bunting (1979, 1995) and Croat (Croat & Lambert, 1987) but no proper flora is yet published.

Simon Mayo (Kew Gardens), Marcus Nadrus (Rio de Janeiro Botanical Garden) and others are carrying out floristic studies of Brazil. A checklist of Brazilian species prepared by Mayo lists 315 species but there are quite a large number of undescribed species, especially in eastern Brazil.

The Flora of the Guianas Project, currently being carried out by the Smithsonian Institution and Utrecht's Institute of Systematic Botany, is greatly improving what we know about the flora of that area. The Araceae (being written by Croat) has thus far turned up 128 species for that area.

While there is no completed Araceae treatment for the flora of Ecuador it remains the most well known of the Andean countries of South America owing to the work of Luis Sodiro who worked extensively with Araceae, especially Anthurium (Sodiro, 1900, 1901a, 1901b, 1902-1903, 1905a, 1905b, 1905c, 1906, 1907, 1908a, 1908b) a recently published checklist for the Amazonian lowlands (Renner et al., 1990), which lists 92 species of Araceae (a few of them undescribed), gives some indication of the species diversity of that part of Ecuador. Unfortunately the Amazonian lowlands represent one of the most species-poor

portions of the country if its area is taken into account, owing to the widespread nature of the species in that zone. It is in the Andes where species diversity is greatest and as yet no accounting has been made of the entire Andean region. The completed Checklist for the Flora of Ecuador being produced by Peter Jorgensen and S. Leon (the former at the Missouri Botanical Garden) (Croat, 1999) contains 21 genera of Araceae with 404 species (191 of them endemic) but this does not account for many undescribed species. The publication by Jorgensen and Leon will be comparable to the work done for Peru by Brako and Zarucchi (Croat, 1993). Probably when all undescribed species are accounted for the flora of Ecuador will contain as many as 1000 species of Araceaed.

The most poorly known country in South America is probably Colombia, the area which is without doubt also the richest area of South America for Araceae. Though no number of species has ever been previously presented the aroid flora surely numbers 500 species. This richness is probably due to the fact that the western part of the country is also the wettest area of the western hemisphere.

It is difficult to make direct comparisons between the floras of the other portions of South America mentioned above and that of Peru owing to the generally poor state of knowledge about the flora of South America except to say that the species of the Amazon lowlands are in general widely distributed and rarely endemic. As is to be expected parts of the Peruvian Andes are also closely related to those of adjacent countries, Ecuador in the north and Bolivia in the south.

ARACEAE OF PERU

History of collecting Araceae in Peru

The earliest collectors from Peru, such as Ruiz and Pavón collected few Araceae, perhaps owing to the difficulty in making good specimens from such fleshy and difficult to dry plants. One of the earliest botanists who collected Araceae in Peru was Eduard Fredrich Poeppig who botanized in the region around Tingo María in the early 19th Century (1831-1832). August Weberbauer, collecting from 1901 to 1929, was another of the earliest significant collectors of Araceae with 25 specimens of Araceae in this category. Some indication of the importance as a collector can be determined by how many specimens were cited in the checklist for the Flora of Peru checklist (Croat, 1993).

Since only one or two collections were cited for this work, it usually meant that those specimens cited were either the only collection or a collection considered to be the best collection to cite for other reasons, usually an indication that it was a well-prepared or well-distributed specimen. In this regard a number of collectors warrant mention. Some, such as Jose Schunke with 20 specimens cited, Rudolfo Vasquez with 19, and Alwyn Gentry with 16 are notable. All three of these collectors have made very significant collections in Peru.

It is interesting that some individuals who had a large role in Peru were seldom cited. For example, Llewelyn Williams, who collected during 1929-1930, was cited only 7 times,

Guilleremo Klug, who collected from 1931-1936, was cited 3 times, Don Simpson, (once in charge of the Flora of Peru project) 2 times, and Felix Woytkowski, who collected from 1936-1953, and J. F. Macbride, who collected between 1922 and 1923, were cited each only once. Naturally this may have had in some cases more to do with the fact that their collections were not the type specimen or were not available to Lois Brako, senior author of the Peruvian checklist, who made most of the selections.

Some collectors, though not represented in Brako and Zarucchi (1993) did significant collecting of Araceae in Peru. Ramón Ferreyra and Emma Cerate collected many Araceae in their many years of collecting in Peru. Most of these collections are deposited only at the Universidad San Marcos (USM). Sydney McDaniel, from Mississippi State University and founder of the Institute of Botanical Exploration (IBE), has made many important collections from Loreto in his attempt to write a flora of that department. His employee, Manuel Rimachi, has continued this project by collecting many interesting Araceae. Isidoro Sánchez Vega from the Universidad de Cajamarca (CPUN) and Michael O. Dillon from the Field Museum (F) in Chicago have made significant numbers of collections in northern Peru, especially in Cajamarca and Amazonas. Camilo Díaz has collected many important Araceae, especially in the far north of Peru in Amazonas. One of the most important collectors of Araceae, especially living material, was the late Tim Plowman formerly of the Field Museum who was responsible for many original collections and the rediscovery of some of the most beautiful collections of Araceae (See, for example, photograph of ***A. reflexinervium***, Fig. 1).

Croat collecting activities with Araceae in Peru

As the only Araceae specialist who has spent significant field time in Peru a summary of my activities there is warranted. My collections of Araceae from Peru are listed in Table 2. My first collecting trip in 1972 concentrated principally in Loreto and involved collecting for the USDA sponsored search for anti-cancer compounds. The 1980 trip was spent collecting ***Anthurium*** sect. ***Pachyneurium*** for a revision of that section, and a 1984 trip was for work on a revision of ***Rhodospatha***. Brief trips were made to Loreto in July of 1986 and to Cusco Department in October of 1995. Finally, a collecting trip was made to Huánuco, Ucayali and Junín in June of 1998.

Floristic accounts of Araceae in Peru

The Araceae treatment in the Flora of Peru (Macbride, 1936), though falling short of giving an accurate picture of the species count for Peru, does come close to indicating the number of species actually described for Peru, since except for ***Anthurium*** sect. ***Pachyneurium*** (Croat, 1991), few groups have had many species described from Peru since that publication. A more accurate accounting for the number of species in Peru is the "Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru" by Brako & Zarucchi (Croat, 1993). Though not a thorough revision of the species occurring in Peru, this list takes into account all species of plants described for Peru as well as all described species represented only by herbarium specimens which were able to be verified by experts for each family. The

checklist contains 210 species of Araceae for Peru but it does not include any unpublished names and many species remain to be described. In most modern taxonomic revisions of groups of Araceae increases of as much as 100% are common and it is to be expected that any thorough study of Peru will probably prove to have large increases in the number of taxa. Probably the total will come closer to 300 species for Peru but perhaps more. The small country of Costa Rica, for example, has 225 species of Araceae and Panama with an estimated 360 species (375 taxa), is even richer.

The Araceae of Peru occur in a wide variety of different life zones (Holdridge Life Zone System) [Mapa Ecológico del Perú, Instituto Geográfico Militar, 1976]. These include tropical moist forest such as exists in a broad band extending from the basin of the Río Pastaza in the west and east to Iquitos then along a band along both sides of the Amazon River to the Brazilian border. Another large area of tropical moist forest is in a band along both sides of the Río Ucayali. Smaller areas of tropical moist forest occur in isolated patches elsewhere on the eastern slopes of the Andes, often surrounded by or bordered by areas of premontane wet forest.

Another life zone in which Araceae are very common is premontane wet forest. In Peru this life zone is more disconnected but the largest area of premontane wet forest extends from the border of southwest Ecuador between the Río Santiago to the Río Tigre, then in a relatively broad band across northern Peru north of the Amazon River and bifurcating to include the basin of the Río Napo. This band of premontane wet forest extends all the way to the Brazilian border centering on the "trapecio Amazónico". There are many smaller areas of premontane wet forest throughout the eastern slopes of the Andes including the area around Tingo María in Huánuco and around Satipo in Junín. Other fairly large areas of premontane wet forest is a band east of the Río Ucayali and extending from somewhat north of Contamana southeast to the Bolivian border as well as the area south of the Río Amazonas in eastern Peru extending all the way to Leticia in Colombia.

The third area in which Araceae are prevalent is tropical wet forest. In Peru there are several large but isolated areas of tropical wet forest. Several of these lie to the north of the country around the Río Napo between the Río Tigre and the Río Putomayo and still other isolated areas occur in northeastern Peru near the Colombian border south of the Río Putumayo. Still another significant area of tropical wet forest occurs around the headwaters of the Río Yavarí Mirin.

Most other life zones in Peru have relatively fewer Araceae but many area interesting because of the endemic nature of their floras such as the area of tropical dry forest and premontane dry forest around Tarapoto and the large area of lower montane wet in the far north of Amazonas Department northwest of Jaen.

Other life zones where Araceae occur though in smaller numbers include lower montane moist forest such as around Lago Pomacocha in Amazonas Department or near Acomayo in Huánuco, montane moist forest such as above Tarma in Junín Department, lower montane wet forest such as the area east of Oxypampa in Pasco Department and montane rain forest such as the area to the east of Huánuco.

The Araceae of Peru are diverse despite obvious physical limitations caused by climate which affect Peru more than any other country in tropical South America. These limitations are owing to extremely dry conditions along the entire western part of the country. The aridity is caused by the cold Humboldt Current and the resulting dry air which moves inland along the Peruvian coast. There are very few Araceae in Peru throughout the entire extent of the Pacific slope of the Andes. Only in the far north in the somewhat more mesic Tumbes Department do any Araceae occur and even there the family is poorly represented. In contrast, the Pacific slope of Colombia and northern Ecuador are among the richest sites in the world for Araceae.

Peru's general richness in Araceae is instead due to its tropical eastern forests, the proximity to the equator (which it barely contacts in the north) and its immense expanse of the Andean slopes extending 3 degrees of latitude to the south. Also adding substantially to the aroid diversity of Peru, especially the generic diversity, is the fact that the unique south temperate aroid flora enters Peru from the south yet ranges no further north. With the exception of the monotypic endemic genus ***Filarum*** in tribe Zomicarpeae, most of the genera involved are small and are members of the tribe Spathicarpeae. These are ***Asterostigma, Gorgonidium, Spathantheum, Synandrospadix*** and ***Taccarum***. As the result of the inclusion of the temperate southern genera Peru has 24 native genera of Araceae, in contrast to 18 genera for Ecuador and Colombia.

Areas of Endemism in Peru

Peru has a vast arc of lowland tropical in the upper Amazon basin, which, though rather rich in species, does not constitute an area with very much endemism. The species occurring in this region very often are widespread species that range into Brazil, Ecuador, and Peru and sometimes are so widespread as to extend throughout the Amazon basin to as far north as the lowlands of the Guianas and Amapá.

In contrast to those species occurring in the Amazon basin of Peru in Loreto, Ucayali and Madre de Dios, the species which occur on the slopes of the Cordillera Oriental and in the intermountain valleys between the Cordillera Oriental and the Cordillera Occidental, are often highly endemic. This is particularly true of the valley of the Río Huallaga such as in the area between Huánuco and Tingo María. The area around Tingo María, which was investigated first by Poeppig and later extensively by Jose Schunke, is reasonably well known. The region has a highly endemic aroid flora and any remaining vegetation in the region should be preserved. The area around Tarapoto, also on the slopes of the Cordillera Oriental, is comparably rich in endemic species.

Other areas of high species diversity are the Cordillera del Condor along the border with Ecuador and the Cerros Campanquiz (lying between the valleys of the Río Morona and Río Santiago). These areas are yet poorly known but expeditions made to the region by Brent Berlin and more recently by Camilo Díaz, have proven the area to be highly diverse in species, many of them will probably prove to be new to science.

In the far north of Peru, in Tumbes Department, species diversity is low but the species there are unique and they are shared only with the adjacent dry areas of Ecuador. The upper

slopes of the Cordillera Central in northern Peru have been poorly explored but they are expected to be high in endemics. Araceae do occur on the eastern slopes of the Cordillera Occidental but these slopes are at least annually dry and species diversity is low. Parts of the intermountain valleys between the Cordillera Oriental and the Cordillera Occidental, such as in the valley of the Río Marañón, are also very dry and possess few species of Araceae. Species diversity is even lower on the western slopes of the Cordillera Occidental.

The eastern slopes of the Cordillera Oriental in the south of Peru, such as in the Río Apurimac valley and the Urubamba north of Cusco, are also very dry with low species diversity. Relatively few collections have been made from the eastern slopes of the Cordillera Oriental so it is difficult to make an appraisal of the species diversity there but considerable collecting efforts have been made in the Departments of Junín, Puno and Madre de Dios (especially the latter as in around Tambopata) in the foothills of the Andes. The aroid flora in this region is respectable but substantially less rich than at similar elevations in Ecuador or even in more northerly areas in Peru. Whether this is owing to climatic changes, e.g. less rainfall, or to the general distance from the equator, is not known.

Among the areas of Peru that are the most poorly known for Araceae are the foothills of the Andes along the vast stretch between the Río Ucayali and the Brazilian frontier, the far north of Peru along the Ecuadorian border in the Departments of Amazonas and Loreto, as well as most of the intervening areas as far south as the Río Marañón and Río Amazonas. The eastern slopes of the Cordillera del Condor, and the eastern slopes of the Cordillera Oriental are especially critical since they are likely to turn up the most new and endemic species. Much more attention should also be paid to the upper Río Huallaga valley since it is an area of particularly high endemism and also much endangered by the clear-felling of forest for the cultivation of coca.

Ecological zones containing Araceae in Peru

The flora of Peru may be divided into species which are basically Amazonian or Andean but certain overlap occurs. The Flora of Peru checklist sorted species into artificial categories based on elevation. These are ***Amazonian*** with elevations ranging up to 500 meters, ***Andean I*** with elevations of 500 to 1000 meters, ***Andean II*** with elevations between 1000-2000 meters and ***Andean III*** with elevations above 2000 meters. Few aroids occur in the last categories. I have created seven categories in Peru where Araceae occur. These are 1. Amazonian (0-500 m); 2. Amazonian + Andean I (0-1000 m); 3. Amazonian + Andean I & II (0-2000 m); 4. Andean I (500-1500 m); 5. Andean I & II. 500-2000; 6. Andean II (1000-2000 m) and 7. Andean I-III (500->3500 m). Please note that the totals known for each category discussed below does not equal the total for all species in Peru since some species are so poorly known that their zone was not reported.

The largest category for Peruvian species is Category 1, Amazonian, with at least 85 species. Some of the most common examples in this category include ***Anthurium apaporanum, A. atropurpureum, A. kunthii, A. loretense, A. pentaphyllum, A. uleanunum, Caladium bicolor, Homalomena picturata, Monstera adansonii, Monstera spruceana,***

Montrichardia arborescens, Philodendron barrosoanum, P. fragrantissimum, Pistia stratiotes, Rhodospatha moritziana, Spathiphyllum canniaefolium and ***Urospatha sagittifolia*** (See also Table 1).

The second largest group, (group 2 Amazonian + Andean I) is also largely Amazonian as well but typically upper Amazonian, differing in that species in this group also occur in the foothills of the Andes. The group, containing at least 52 species, ranging from elevations of less than 500 meter up to 1000 m. Together these species in groups 1 and 2 which inhabit all or a portion of the Amazon basin total 125 species. This group also represents the most well known group of aroid species, perhaps owing to the fact that many of the species in the group are widespread and thus more well known. Among the most common examples in this category are the following, ***Amazonian clavigerum, A. decurrens, A. ernestii, A. gracile, A. rubrinervium, A. obtusum, Dracontium spruceanum, Monstera dubia, M. lechleriana, Philodendron ernestii, P. insigne, P. megalophyllum, P. ornatum, P. pulchrum, Rhodospatha latifolia, R. oblongata, Spathiphyllum juninense, Stenospermation multiovulatum, S. spruceanum, Syngonium podophyllum*** and ***Xanthosoma helleborifolium.***

Category 3, constituting species which occur in the Amazon basin but also range much higher into the Andes, ranging into the Andean II category (<500 m to >3000 m), is a relatively small group with only nine species. These are ***Anthurium breviscapum*** Poeppig, ***A. corallinum*** Poeppig, ***A. dombeyanum*** Brongn. ex Schott, ***A. eminens*** Schott, ***A. ottonis*** K. Krause, ***A. triphyllum*** Brongn. ex Schott, ***Philodendron hederaceum*** (Jacq.) Schott, ***P. ruizii*** Schott, and ***P. surinamense*** (Miquel) Engler.

Category 4, Andean I, consists of species ranging from 500 to 1000 m. It is a large group, constituting 41 species. It is the category that is most poorly known, comprising species in regions that are often isolated and poorly explored. Many of the species in this category are new to science and are not included in this list so this group will ultimately expand more than any other category. Among the species in this group are ***Anthurium barclayanum*** Engl., ***A. flavescens*** Poeppig, ***A. formosum*** Schott, ***A. paraguayense*** Engl., ***A. pohlianum*** Engl., ***A. regale*** Linden, ***Dieffenbachia cordata*** Engl., ***D. macrophylla*** Poeppig, ***Philodendron juninense*** Engl., ***P. mathewsii*** Engl., ***P. tarmense*** Engl., ***Spathiphyllum minor*** Bunting, ***S. tenerum*** Engl., ***S. ammomifolium*** (Poeppig) Schott, ***S. mathewsii*** Schott, ***Syngonium hastifolium*** Engl. and ***Xanthosoma purpuratum*** K. Krause. The group is represented heavily by ***Anthurium***, a genus that is more abundant at higher elevations. There are 17 species of ***Anthurium*** in this category.

Category 5 comprises a group that includes species from both Andean I and Andean II. Elevational range is from 500-2000 m. Only eleven species occur in this category. These are ***Anthurium amoenum*** Kunth, ***A. harlingianum*** Croat, ***A. breviscapum*** Kunth, ***A. latissimum*** Engler, ***A. microspadix*** Schott, ***A. ovatifolium*** Engler, ***A. scandens*** (Aubl.) Engler, ***A. siccisilvarum*** K. Krause, ***A. soukupii*** Croat, ***A. weberbaueri*** and ***Stenospermation wallisii*** Masters. ***Philodendron*** is not represented in the group because that genus is more common at lower elevations.

Category 6, Andean II, comprises species that occur between elevations of 1000 and 2000 m. These are among the highest elevation species in the family, largely consisting of

species of ***Anthurium*** but also species in the small temperate South American genera which range into Peru from the south and east. These more temperate genera represented by the following species in Peru: ***Asterostigma pavonii*** Schott, ***Gorgonidium vargasii*** Bogner, ***Spathantheum orbignyanyum*** Schott, ***Synandrospadix vermitoxicus*** (Griseb.) Engler, and ***Taccarum weddellianum*** Brongn. ex Schott. Most of the members of this high elevation group are members of ***Anthurium***, including ***A. carneospadix*** Engler, ***A. coripatense*** N.E.Br. ex Engler, ***A. gracilipedunculatum*** K. Krause, ***A. idmense*** K. Krause, ***A. lechlerianum*** Schott, ***A. penningtonii*** Croat, ***A. polydactylum*** Madison and ***A. variegatum*** Sodiro. The remaining species in the group are ***Philodendron densivenium*** Engler, ***P. verrucosum*** Mathieu ex Schott, ***Stenospermation flavescens*** Engler and ***Xanthosoma sagittifolium*** Schott.

The only species which occurs in Category 7. Andean I-III is ***Heteropsis peruviana***, a poorly known species in a genus that normally occurs at relatively low elevations. I suspect this constitutes a mistake in the reporting of the elevation.

The remainder of this paper will outline specifics of the aroid flora of Peru, discussing the present state of knowledge of each genus in the flora.

ALOCASIA

The genus is native to the Old World tropics but several species are widely cultivated and sometimes escaped and naturalized. In Peru, both ***A. indica*** Schott, var. ***metalica*** Schott and ***A. macorrhizos*** (L) Schott & Endlicher are rather widespread and largely restricted to the lowland Amazon basin below 500 m.

ANTHURIUM

The genus ***Anthurium*** is the largest genus in the family with an estimated 1000 species. While the number of species of ***Anthurium*** in Central America (221 spp.) and some parts of South America, e. g. Venezuela (68 species including seven varieties or subspecies), the Guianas, the Amazon basin, and Paraguay, is well known, other areas, especially eastern Brazil and the Andean region of western South America are doubtful. Mayo et al. (1997) have produced a checklist for Brazil containing a total of about 100 species, eight of which are new to science. The Flora of Peru (Macbride, 1936) is of relatively little value. The treatment contains 55 species of ***Anthurium*** with eleven names being synonyms of other species treated and an additional two names of plants which do not actually occur in Peru. The remaining names are probably correct, but may represent as little as one-third of the species in the country. The up-to-date checklist for Peru (Croat, 1993) has 76 taxa but many additional species remain to be described.

The drier highland regions of Peru are relatively poor in species but one particularly variable species ranging throughout the highlands from southern Peru to Central Ecuador is ***A. dombeyanum*** Brongn. ex Schott. The middle elevations are particularly rich in members of ***Anthurium*** sect. ***Pachyneurium*** (see discussion of this section below). The species occurring there, including ***A. breviscapum*** Kunth, also tend to be much more widespread but there are also significant centers of species richness and endemism such as the areas around Tingo María and Tarapoto in San Martín Department. Among the endemic species centered

in the Huallaga River valley between Tingo María and Tarapoto are ***A. reflexinervium*** Croat (Fig 3), ***A. peltatum*** Poeppig, ***A. tarapotense*** and ***A. llewelynii***. The species distribution in the Amazon lowlands of Peru mirrors that in the lowlands of Ecuador, tending to be wide-ranging species, many of which also enter Brazil. Examples include ***Anthurium atropurpureum*** R. Schultes & Maguire, ***A. kunthii*** Poeppig, ***A. loretense*** Croat, ***A. oxycarpum*** Poeppig (Fig. 2), ***A. pendulifolium*** N. E. Brown, ***A. pentaphyllum*** (Aubl.) G. Don, ***A. pittieri*** Engler, ***A. plowmanii*** Croat, ***A. polyschistum*** Schultes & Idrobo, ***A. rubrinervium*** (Link) G.Don, ***A. truncicolum*** Engler and ***A. uleanum*** Engler. Other species which occur in the Amazon basin but which are not widespread include ***A. galactospadix*** Croat, ***A. knappiae*** Croat, ***A. monzonense*** Engler, ***A. superbum*** M. Madison ssp. ***brentberlinii*** Croat, ***A. vaupesianum*** Croat, ***A. vittarifolium*** Engler, and ***A. willifordii*** Croat.

Sections of the genus ***Anthurium*** are not equally distributed. The sectional classification discussed here, somewhat modified from that of either Schott (1860) or Engler (1906) and is outlined by Croat & Sheffer (1983).

Some sections, such as section ***Pachyneurium***, are widespread, ranging throughout most of the range of the genus, with the exception of the wettest part of the range, such as in northwestern Colombia. Most members of the section, especially series ***Pachyneurium***, are most common in areas of seasonally dry forest. One of the two centers of diversity for sect. ***Pachyneurium*** is in Peru where 29 species occur (the other is in Ecuador, where 36 species occur. Peru and Ecuador are also the centers of endemism with 13 and 22 species respectively. All of the species authored by Croat in the above paragraph which provides a discussion of widespread Amazonian species are members of section ***Pachyneurium*** series ***Pachyneurium***.

Another group in section ***Pachyneurium***, series ***Multinervia***, is nearly restricted to Ecuador with only a few outlying species occurring in Colombia or Peru where ***A. fasciale*** (reported here for the first time), ***A. soukupii*** Croat and ***A. ottonis*** K. Krause occur.

Section ***Calomystrium*** is also widespread, but with the vast majority of its species occurring between Costa Rica, Venezuela and Peru, especially at middle elevations on both slopes of the Andes. A significant percentage of the species, perhaps as much as 50 percent, is new to science. Species diversity in this group is highest in Colombia and Ecuador. Examples of the section in Peru are ***A. lutescens*** Engler. The group is not particularly large in Peru but most species remain undescribed.

Section ***Porphyrochitonium*** has a range similar to that of sect. ***Calomystrium***, and is most well represented in Panama and northwestern South America, especially in the wettest forest types at lower elevations. The group has not been well known in Peru up till now but recent collections in the north of Peru in the Department of Amazonas have turned up as many as five new species in this section. Relatively few species in the section occur in the lowland Amazon basin but one species, ***A. apaporanum*** R. E. Schultes from the Amazon basin and ***A. huanucense*** Engler from the western Andes typify this section. Recently collected material of this section in Amazonas Department may result in as many as a 6 new species for Peru.

Section ***Digitinervium*** is a small group with leathery, pli-veined, glandular-punctate

leaf blades and scalariform venation. It ranges from Costa Rica to Venezuela and Peru, particularly at middle to high elevations. The section is centered in the mountains of Ecuador, and most species were described by Sodiro (loc. cit.). Only a few species exist in this section and relatively few of them are believed to be new to science. ***Anthurium ovatifolium*** Engler, ***A. weberbaueri*** Engler are examples in Peru. Another undescribed species ranges from central Ecuador to central Peru, occurring in the Departments of Amazonas, Huánuco, San Martín and Loja.

Section ***Cardiolonchium*** is also heavily concentrated in the Andean region at low to middle elevations, especially on the western slopes of the Andes. One species, ***A. rubrinervium*** (Link) Don is widespread in the Amazon basin, ranging from lowland Ecuador and Peru to the Guianas. Section ***Cardiolonchium***, with frequently velvety, often discolored leaf blades is also represented by ***A. sanguineum*** Engl. and ***A. regale*** Linden (Fig. 1), a species restricted to Cordillera Oriental and the Cordillera del Condor. Engler (1905) placed both ***A. cainarachense*** Engl., ***A. carneospadix*** and ***A. corallinum*** Poeppig in this section. Though I have never seen the first two species alive they apparently do belong to Section ***Cardiolonchium.*** On the other hand, ***A. corallinum*** is unlikely to belong to section ***Cardiolonchium*** though I am as yet uncertain of its placement.

The section ***Semaeophyllium*** (deeply tri-lobed blades) is concentrated in southern Central America and in the Andean portion of northern South America. Despite previous work by Madison (1978), the group has a number of new species, especially in South America. There are 3-4 species in Peru, all of them apparently new to science. It is represented in Peru by two species from Amazonas in the vicinity of the Río Cenepa, one from Cajamarca (the same species also known from Ecuador in Napo Province), one from San Martín (Tarapoto-Yurimaguas), and another new species in Huánuco near "La Divisora" between Tingo María and Pucalpa. Although not yet well known ***Anthurium siccisilvarum*** and ***A. yurimaguense*** Engl. may be a member of Section ***Semaeophyllium.***

Some primarily Andean groups of ***Anthurium*** are in sections ***Xialophyllium***, ***Polyneurium***, and ***Belolonchium.*** The former ranges from Mexico to Bolivia with the greatest concentration at middle to high elevations in the Andes of Colombia, Ecuador, and Peru.

Section ***Xialophyllium*** is an unnatural group (Croat & Sheffer, 1983) with at least two elements. One group, with thin, bullate leaves or at least prominently raised tertiary veins, is represented by such species as ***A. amoenum*** Kunth & Bouché var. ***humile*** Schott and ***A. microspadix*** Schott. Another group, with more coriaceous, smooth leaves is represented by such species as ***A. mindense*** Sodiro and ***A. gracilipedunculatum*** K. Krause.

Section ***Polyneurium*** ranges from Nicaragua to the mountains of western Venezuela and Peru, with greatest concentrations of species in the Andes of Colombia and Ecuador. This group probably includes many new species. Examples of Peruvian members of the section are ***A. idmense*** K. Krause and ***A. huallaguense*** Engl.

Section ***Belolonchium*** sensu Schott is almost exclusively Andean, occurring primarily in cloud forests at higher elevations and characterized by the widespread *A. patulum* Sodiro

which usually is the dominant species at elevations above 1000 m in many parts of Ecuador and Colombia. Examples in Peru are ***A. macleanii*** Schott, ***A. monsonense*** Engler, ***A. patulum*** Sodiro and ***A. schunkei*** K. Krause.

Section ***Tetraspermium*** is widespread, owing to two species, namely *A. scandens* (Aublet) Engl. and ***A. obtusum*** (Engler) Grayum. Most species range from very dry areas, such as Tropical Dry Forest (***A. pohlii*** Engl. occurs in northwestern Peru in Tumbes Department) to Tropical Moist Forest (both ***A. obtusum*** and ***A. scandens*** occur on both slopes of the Andes in both Ecuador and Peru.

Another small but widespread section is ***Dactylophyllium***, a group with palmately compound blades with leaflets 3 to 11 or more. It ranges throughout most of the range of the genus (except in Paraguay and Argentina) and is most abundant in regions of Tropical Moist Forest. The section is most diverse in eastern South America and in the Amazon basin. Peru represents a center of diversity for the section with 8 out of 10 species occurring there. It is represented in Peru by ***A. brevipedunculatum*** Madison, ***A. clavigerum*** Poeppig, ***A. croatii*** Madison, ***A. eminens*** Schott, ***A. kunthii*** Kunth, ***A. pentaphyllum*** (Aublet) G. Don, ***A. polydactylon*** Madison, ***A. polyschistum*** Schultes & Idrobo and ***A. triphyllum*** Brongn. ex Schott.

A well known but insignificant group is ***Leptanthurium.*** It is represented by ***A. vittarifolium*** Engl. a species from eastern Peru and western Brazil and ***A. gracile*** (Rudge) Schott a widespread in the Peruvian lowlands and one of the most widespread species in the genus.

A large number of ***Anthurium*** species remain unclassified as to section. Species involved mostly consist of larger cordate-leaved species which do not appear to belong in any of the other described cordate groups, e. g., ***Cardiolonchium, Calomystrium, Polyneurium,*** or ***Belolonchium***. Probably several small sections will have to be created to accommodate them. Engler placed most of such species known to him in section ***Belolonchium.*** A good example of this group is the widespread ***A. breviscapum*** Poeppig. This group contains a number of new species for Peru.

Another somewhat smaller group contains species that do not fit into any recognized described section. This group, currently referred to by the unpublished sectional name ***Decurrentia,*** includes more or less oblong to lanceolate-leaved plants lacking glandular punctations. This group is typified by ***A. decurrens*** Poeppig, ***A. flavescens*** Poeppig and ***A. michelii*** Guillaumin. This group also contains a few new species for Peru.

ASTEROSTIGMA

This is a genus of terrestrial, tuberous herbs in tribe ***Spathicarpeae***, occurring usually as understory plants, from near sea level to 2300 meters.

The genus ***Asterostigma*** consists of only six species, all but a few of them rather poorly known. Those in the Andes, such as ***A. integrifolium*** Madison and ***A. pavonii*** Schott, occur in cool mountain valleys, often on steep slopes. Only the latter occurs in Peru (Croat, 1993), inhabiting only Category 6 areas.

CALADIUM

A modest-sized, genus of 17 species (tribe *Caladieae*) ranging from sea level to at least 1000 m, this principally South American group is often confused with ***Xanthosoma***. While chiefly tuberous, and preferring semideciduous, seasonally dry forest, the plants are sometimes rhizomatous and caulescent as in ***Caladium lindenii*** (André) Madison. This species inhabits wet forest areas in Colombia and Panama. Species in semideciduous forest often lose their leaves and go dormant during the dry season.

The genus ranges from southwestern Costa Rica to the West Indies and Trinidad, Venezuela, northern Brazil (Amazonas and Para, except for the widespread ***C. bicolor*** (Ait.) Vent.) and Peru. A major center of diversity appears to be Venezuela and the Guianas but ***C. bicolor*** and ***C. picturata*** are reported for Peru (Croat, 1993). Both species occur in the Amazonian zone but the latter also enters the Andean zone placing it in (Category 2).

The genus is easily confused with ***Xanthosoma***, but the two are generally separable by a suite of characters. Still many appear intermediate and the only definitive character is based on pollen presentation with pollen borne in monads for ***Caladium*** in tetrads for ***Xanthosoma.***

Caladium appears to be less richly developed in the Andes of western South America than in northeastern South America, but numerous collections in the ***Caladium bicolor*** complex remain unidentified.

CHLOROSPATHA

This is a genus of fifteen species of understory herbs in middle elevation wet forest at elevations of 275-1800 (2500) m. The genus is placed by both Grayum (1990), as well as Bogner & Nicolson (1991), in tribe ***Caladiinae*** (Aroideae).

Madison (1981) provided a revision of ***Chlorospatha*** including ten species. Subsequently an additional four taxa were described by M.H. Grayum (1991). Three species occur in Panama including ***C. croatii*** Grayum, ***C. croatii*** var. ***enneaphyllum*** Grayum, ***C. hammelianum*** Croat & Grayum. Four species occur in Colombia including ***C. gentryi*** Grayum, ***C. kolbii*** Engler, ***C. lehmannii*** (Engler) Madison, and ***C. mirabilis*** (Masters) Madison. Ecuador is the center of species diversity with six species, ***C. atropurpureum*** Madison, ***C. besseae*** Madison, ***C. castula*** (Madison) Madison, ***C. cutucuense*** Madison, ***C. dodsonii*** (Bunting) Madison, ***C. ilensis*** Madison, and ***C. longipoda*** (K. Krause) Madison. Four as yet unidentified and all but one probably new species, occur in Peru. One of them (*Cerón et al. 6809*) was collected from premontane moist forest in Tumbes. This is very unusual since the genus usually occurs in very humid, mostly elevated areas. The region where it was collected is seasonally very dry and the species presumably survives by losing its leaves part of the year, a feature not otherwise known in ***Chlorospatha***. A 3-lobed species was collected in the Cordillera del Cóndor, in the province of Condorcanqui (*Baldeón 543*). The other two species have simple leaves, one ovate elliptic and rounded at the base (*Vásquez & Jaramillo 9793*) was collected in Loreto at Pebas and the other with ovate-subcordate blades (*Acevedo-Rodríguez et al. 8890*) was collected in Cusco Department at 467 m.

DIEFFENBACHIA

This genus comprises the monotypic tribe ***Dieffenbachieae*** and has an estimated 85 species, consisting of mostly caulescent, understory, terrestrial herbs, ranging from Mexico (Veracruz) to the West Indies, Trinidad, the Guianas and Paraguay and northeast Argentina, and is certainly the most overall poorly known aroid genus in the Neotropics. ***Dieffenbachia*** contains a large percentage of species new to science. Macbride (1936) treated 11 species of ***Dieffenbachia*** for Peru but a modern checklist (Croat, 1993) treats only 9 species.

Dieffenbachia species are rarely found in great numbers at any locality. It is rare to find more than one or two species at any particular neotropical site. Typically, ***Dieffenbachia*** is much more abundant at lower elevations than at higher elevations, especially above 1000 m elevation. Most of these occur at lower elevations in the Amazon basin (Category 1), including ***D. humilis*** Poeppig, ***D. obiqua*** Miq., and ***D. olbia*** Linden & Rodigas. Probably in Category 2 (Amazonian + Andean I) is ***D. costata*** Karsten ex Schott. The remainder probably all belong to Category 4 (Andean I). These are ***D. cordata*** Engler, ***D. macrophylla*** Poeppig, and ***D. weberbaueri*** Engler. Two species, ***D. gracilis*** Huber and ***D. imperialis*** Linden & André, are so poorly known that their zone is not categorized.

DRACONTIUM

This small, tuberous lasioid genus (tribe ***Lasieae***, subtribe ***Dracontiinae***) of about 18 species ranges from southern Mexico to Panama, Colombia and Ecuador on the Pacific coast as well as to Venezuela, the Guianas, Brazil, Peru, Bolivia and Paraguay. It also occurs in Puerto Rico. ***Dracontium*** is represented in Peru by seven species. ***Dracontium amazonense*** G. Zhu, ***D. asperispathum*** G. Zhu, ***D. angustispathum*** G. Zhu and ***D. longipes*** Engl. occur only in the Amazon basin in the Category 1 area at elevations of less than 180 m.

Dracontium peruvianum G. Zhu, ***D. plowmanii*** G. Zhu, and ***D. spruceanum*** (Schott) G. Zhu occur in Category 2 areas, including both Amazonian and Andean I areas, at elevations of 100 to 1215 m.

FILARUM

This rare, monotypic genus is in much need of further investigation, including anatomical, cytological, and molecular studies. The genus is represented by ***F. manserichense*** Nicolson, a tuberous understory herb in primary forest, known from Loreto Department, the type locality at Pongo de Manseriche in the Department of Amazonas, along the Río Marañón and based on a recent collection (Hetterscheid & Sizemore, 1998) at 1200 m in San Martín north of Tarapoto. Thus the species is now known from both the Amazonian area and Andean I (Zone 3).

GORGONIDIUM

The genus (tribe ***Spathicarpeae***) consists of three species in the southern Andes of Bolivia, Peru and northeastern Argentina. Only ***Gorgonidium vargasii*** Bogner occurs in Peru, occurring in Andean II zone (Category 6). The plants have rhizomatous tubers and occur in seasonally dry areas at up to 3000 meters. More collections need to be made to determine the true nature of morphological variation in all of the species.

HETEROPSIS

This genus of loosely climbing hemi-epiphytes ranges from Nicaragua to the Guianas, Brazil and Bolivia. Species are heavily concentrated in eastern South America, especially in forests north of the Amazon River, commonly at lower elevations. Southeastern Venezuela and the adjacent Guianas represent a center of diversity. ***Heteropsis*** appears to be relatively rare, though individuals of a species may be locally abundant. Four species are reported for Peru, including ***H. linearis*** A.C. Smith, ***H. oblongifolia*** Kunth, ***H. peruviana*** K. Krause, ***H. spruceana*** Schott var. *robusta* Bunting. The Peruvian species, except for ***H. linearis*** A. C. Smith, a species restricted to the Amazonian zone, are unusual in ranging to higher elevations. ***Heteropsis oblongifolia*** Kunth, though common in the lowlands also ranges into the Andean zone I (Category 2) while ***H. spruceana*** Schott var. ***robusta*** is restricted to the Andean I zone (Category 4). ***Heteropsis peruviana*** K. Krause is reported to occur at elevations over 3500 m. This is somewhat astonishing and must be reconfirmed. Most of the Peruvian species are also known from Ecuador.

HOMALOMENA

The neotropical species of this chiefly paleotropical genus are as yet poorly known. The genus consists of between 10 and 17 taxa comprising terrestrial, rhizomatous herbs, with frequently aromatic sap (anise-scented), and frequently armed petioles and/or pubescent parts. In these features they are nearly unique among neotropical aroids. Still, they may be easily confused with ***Philodendron***. A definitive means of separation is the presence of staminodia among the female flowers.

Three taxa occur in Peru. ***Homalomena wendlandii*** ssp. ***crinipes*** (Engl.) Croat & Mansell, ranges from southwestern Colombia to northern Bolivia. ***Homalomena picturata*** is widespread in South America and occurs on the slopes of the Andes and ***H. wendlandii*** s sp. ***peltata*** (Poeppig) Croat & Mansell occurs on the eastern slopes of the eastern ranges. All three of these species are Amazonian (Category 1). ***Homalomena solimoensis*** may prove to be synonymous with ***H. erythropis*** (Schott) Engler but the type specimen has not yet been seen to confirm this.

Homalomena peltata Linden & André consists of two subspecies. The typical subspecies is known from the Huallaga river valley in Huánuco and occurs in Category 2 (Amazonian + Andean II). The subspecies ***occidentalis*** Croat & Mansell, ssp. nov. ined. occurs on the western slopes of the Andes from Colombia (Antioquia and Chaco) south to Los Rios Province of Ecuador.

MONSTERA

This genus has an estimated 60 species (Croat, 1988). Despite a fairly recent revision (Madison, 1977) the genus is still poorly known, especially in South America. ***Monstera*** is primarily centered in the northern Andes and lower Central America (Costa Rica and Panama). The most widespread species in the genus is ***M. adansonii*** (Schott) Madison which, under three varieties, ranges throughout the neotropics from Nicaragua to the West Indies, the Guianas, and eastern Brazil to Santa Catarina, and in the Amazon basin to Peru and Bolivia.

Madison (1977) reported that species diversity in South America was greatest in an arc ranging from the Peru north to the Guianas.

Monstera adansonii has two varieties, var. ***laniata*** (Schott) Madison and var. ***klotzschiana*** (Schott) Madison. In addition to ***M. spruceana*** (Schott) Engler, both occur in Amazonia (Category 1). Occurring in Category 2 (Amazonia + Andean II) are ***M. pinatipartita*** (K. Koch & Sello) K. Koch, ***M. dubia*** (H.B.K.) Engler & K. Krause, ***M. lechleriana*** Schott, ***M. obliqua*** Miquel and ***M. subpinnata.***

Monstera taxonomy in Peru is still highly dubious. The latest revision by Madison (1977) clearly overclumped a number of taxa involved in several species complexes including ***M. adansonii, M. dilacerata*** (now at least in part ***M. pinnatipartita*** and ***M. spruceana*** Schott).

MONTRICHARDIA

This lasioid genus of two species is widespread, occurring at low elevations and ranging from Guatemala and Belize to Panama, Colombia, the Guianas, Brazil and Peru. Plants are shrub-like with erect, sometimes armed stems and somewhat hastate simple blades, and occur principally in standing water along the margins of streams or lakes and in swampy areas and estuaries but may also occur in the understory near watercourses.

Montrichardia arborescen (L.) Schott, which makes up the northern range of the genus, occurs in the south of Venezuela in the states of Bolivar, Amazonas and Apure, but it is replaced with ***M. linifera*** (Arruda) Schott (Fig. 6) in much of the Amazon basin including Peru.

PHILODENDRON

This genus is the second largest in the family with about 700 species, ranging from Central Mexico to the West Indies, the Guianas and Argentina. ***Philodendron*** is much more abundant at lower elevations than is ***Anthurium.***

There are 107 taxa including 96 species of ***Philodendron*** in Central America with the majority (87 species) occurring in Costa Rica and Panama. There are 121 taxa including 108 species in Venezuela, ten species in Trinidad, 43 species in the Guianas, 100 taxa including 97 species in Brazil, four in Paraguay and five in Argentina. Peru has 63 published species of ***Philodendron.***

Any counts for the Andean countries would have a margin of error of more than 30 percent, but the richness of the ***Philodendron*** floras more or less mirrors that of ***Anthurium*** since all of these countries have a range of lowland, middle elevation, and higher elevation forest. Perhaps only in Bolivia would the ***Philodendron*** species out number the ***Anthurium*** species, this owing to the fact that there is a broad stretch of lowland forest in Beni contiguous with the Amazon basin and the forests of higher elevations are often very cold, often quite arid and have relatively few species of Araceae compared to forests of similar elevations at higher latitudes. In Peru, as in most Andean countries the number of described species of ***Philodendron*** (63) is outnumbered by those of ***Anthurium*** with 78 species.

Nevertheless, ***Philodendron*** definitely becomes more dominant in areas with large expanses of lowland forest (especially seasonally dry forest), such as in the Amazon basin or in Venezuela. For example, while ***Anthurium*** species outnumber ***Philodendron*** species in the Andean countries, ***Philodendron*** is much the larger genus in Venezuela, with 118 versus 77 species of ***Anthurium.*** In contrast, Costa Rica and Panama, which reflects the distribution of Araceae in the Andes of South America, have proportionately more species of ***Anthurium***. Costa Rica has 75 species of ***Anthurium*** and 51 species of ***Philodendron*** while Panama has about 160 species of ***Anthurium*** and only 77 species of ***Philodendron***.

Sectional groupings of ***Philodendron*** are much more poorly understood than those of ***Anthurium*,** but the three subgenera are distinct and their distributions are now reasonably well known. The subgenus ***Meconostigma*** (Mayo et al., 1997) with 15 species is largely distributed in southern Brazil but ranges north into the Amazon basin. The subgenus ***Pteromischum*,** with an estimated 75 species, occurs throughout most of the range of the genus from Mexico (San Luis Potosí) to the West Indies (three species), the Guianas and Argentina, but has a major center of distribution in lower Central America and northwestern South America. Relatively few species occur in the south of the continent, but considerable numbers (about 10) species occur in the Guianas and in the Amazon basin (at least 12 species). Venezuela has a total of about 15 species. Peru has 15 species of ***Philodendron*** subg. ***Pteromischum.***

The subgenus ***Philodendron*** comprises the vast majority of species in the genus. It is divided into 8 sections, ***Baursia, Philodendron, Calostigma, Tritomophyllum, Schizophyllum, Polytomium, Macrogynium***, and ***Camptogynium***. The majority of species in the subgenus ***Philodendron*** are in sections ***Philodendron*** **or** ***Calostigma.***

Section ***Baursia*** has only a few species in Central America, in northern Venezuela or on the Pacific slope of Colombia and Ecuador, the majority of the species in the section occur in eastern Brazil, the Amazon basin or the lower eastern slopes of the Andes. It is represented in Peru by ***P. acreanum*** K. Krause, ***P. linnaei*** Kunth and possibly ***P. ruizii*** Schott (though it has rather conspicuous primary lateral veins which are not supposed to be present in the section).

Section ***Tritomophyllum***, with its tri-lobed blades and single ovule per locule, is primarily Central American but ranges down the western coast of South America to Ecuador. It is a small group with probably fewer than ten highly variable taxa. There are no known Peruvian species in the group but some three lobed species, such as ***P. applanatum*** G. M. Barroso, ***P. barrosoanum*** Bunting and ***P. cataniapoense*** Bunting, may belong to sect. ***Tritomophyllum.***

Section ***Schizophyllum*** ranges from northeastern Venezuela and the lowland Guianas to southern Brazil, and throughout the Amazon basin to Bolivia in the southwest. Most of the approximately six species are restricted to the lower Amazon basin and to eastern South America. Only ***P. pedatum*** (Hook.) Kunth is very widespread but it does not range to Peru. The only member of the section in Peru is ***P. quinquelobum*** K. Krause

Section ***Polyphyllium***, a small group with mostly large, pinnately lobed leaves and few-ovulate locules, ranges from Mexico to the Greater Antilles, northern Venezuela, northern Colombia and the Amazon basin. Two species, ***P. angustisectum*** Engl.and ***P. distantilobum*** K. Krause, are restricted to the Amazon basin. Only the latter occurs in Peru.

A recently described section, ***Philopsammos*** Bunting, with probably fewer than 15 species, is known only from the Amazon basin and especially the region of the Guiana Highlands. The group is distinguished primarily by the elongate, many-veined leaf blades. The most widespread species in the group, ***P. pulchrum*** G. Barroso, occurs in Peru (Departments Amazonas, Loreto and San Martín).

Two small sections, both unique in the structure of their ovules, differ remarkably in distribution. Section ***Macrogynium***, represented only by ***P. hederaceum*** (Jacq.) Schott, occurs only in Central America, the West Indies and northern South America. In contrast, section ***Camptogynium***, represented by ***P. longistilum*** K. Krause, is known only from the upper Amazon basin in Brazil but could be expected in Peru.

While most of the species in subgenus ***Philodendron*** from the lowland Amazon basin are reasonably well known, the species from the Andean regions of Peru are even more poorly known than those of ***Anthurium*** from the same region.

Those ***Philodendron*** species occurring in phytogeographic group 1, the Amazonian lowlands below 500 m, constitute the largest group by far, with 28 species. Among the most common species in the Amazonian group are ***P. barrosoanum*** Bunting, ***P. brevispathum*** Schott, ***P. fragrantissumum*** (Hooker) Kunth, ***P. deltoideum*** Poeppig, ***P. goeldii*** G. Barroso, ***P. hylaeae*** Bunting, ***P. micranthum*** Poeppig, ***P. solimoesense*** A.C. Smith, ***P. uleanum*** Engler, ***P. wittianum*** Engler, and ***P. wurdackii*** Bunting. Species which are apparently less common predominate (at least based on herbarium collections). Among these are ***P. acutifolium*** K. Krause, ***P. applanatum*** G. Barroso, ***P. camposportoanum*** G. Barroso, ***P. distantilobum*** K. Krause, ***P. elaphoglossoides*** Schott, ***P. grazielae*** Bunting, ***P. pastazanum*** K. Krause (Fig. 5), ***P. paxianum*** K. Krause, and ***P. quinquelobum*** K. Krause.

A number of the species in Category 1 were members of subg. ***Pteromischum.*** These included ***P. divaricatum*** K. Krause, ***P. chinchamayense*** Engler, ***P. pteropus*** C. Martius ex Schott.

Category 2, comprising Amazon lowland and subdivision Andean 1, had the second largest number of species, a total of 16. Among the most common of these are ***P. deltoideum*** Poeppig, ***P. ernestii*** Engler, ***P. insigne*** Schott, ***P. megalophyllum*** Schott, ***P. ornatum*** Schott, ***P. panduriforme*** (H.B.K.) Kunth, ***P. pulchrum*** G. M. Barroso, ***P. steyermarkii*** Bunting and ***P. surinamense*** (Miquel) Engler. ***Philodendron fibrilossum*** Poeppig, ***P. heterophyllum*** Poeppig, and ***P. lechlerianum*** Schott are apparently less common. Members of subg. ***Pteromischum*** are less common in this category, including only ***P. divaricatum*** K. Krause and ***P. exile*** Bunting.

Category 3, comprising the Amazonian zone in addition to both zones Andean I and Andean II, has only three species of ***Philodendron***, namely ***P. alatum*** Poeppig, ***P. ruizii*** Schott and ***P. hederaceum*** (Jacq.) Schott.

Category 4, comprising phytogeographic zone Andean I at 500-1500 m, was somewhat richer with a probable seven species. These include ***P. huanucense*** Engler, ***P. killipii*** K. Krause, ***P. weberbaueri*** Engler which are definitely known as well as four poorly known species that probably belong in this group as well (judging from where they have been previously collected). These include ***P. cruentum*** Poeppig, ***P. deflexum*** Poeppig, ***P. juninense*** Engler and ***P. mathewsii*** Schott.

Category 5, which encompasses both Andean I and Andean II regions, areas ranging from 500-3500 m, has no known ***Philodendron*** species. This is not very surprising since the genus is predominantly one preferring lower elevations. Certainly more surprising is the fact that Category 6, Andean II zone, which consists of species that occur at elevations between 1500-3000 meters, has two species. These are ***P. densivenium*** Engler and ***P. verrucosum*** Mathieu ex. Schott.

PISTIA

This monotypic floating aquatic genus, represented by ***Pistia stratiotes***, ranges from southern Florida to the West Indies and throughout Central and South America to as far 35° south latitude in the region of Buenos Aires in Argentina (Crisci, 1971). In Peru, as elsewhere, it occurs only at lower elevation (Category 1).

RHODOSPATHA

This genus of hemiepiphytic appressed climbers or caulescent terrestrial herbs in tribe ***Monstereae*** ranges from Mexico to Panama, Venezuela, Trinidad, the Guianas, eastern Brazil, and the Amazon basin to Peru and Bolivia. In the current revision being carried out by Croat, 78 taxa and 75 species of ***Rhodospatha*** are recognized. Species diversity is highest in Venezuela, and in the western Andes of South America as well as in Central America. Central America has 14 species and 15 taxa, most of them in Costa Rica and Panama. Venezuela has 13 species, the Guianas has four species, and eastern Brazil has four species, including ***R. oblongata, R. latifolia***, and two new species. ***Rhodospatha latifolia*** and ***R. oblongata*** are widespread in the upper Amazon basin and range to eastern Ecuador and Peru. The Flora of Peru Checklist (Croat, 1993) cites only one additional species, ***R. moritziana*** but there are believed to be as many as 15 species in Peru, most of them new to science. These include ***R. barbourianum*** Croat, ***R. brentberlinii*** Croat, ***R. fosteri*** Croat, ***R. gentryi*** Croat, ***R. iquitoense*** Croat, ***R. killipii*** Croat, ***R. mucuntachia*** Croat, ***R. neilii*** Croat, ***R. piushadukia*** Croat, ***R. pranceana*** Croat, ***R. revillanum*** Croat, ***R. rimachii*** Croat, ***R. rubropunctata*** Croat, ***R. schunkeanum*** Croat, and ***R. smithii*** Croat. Species diversity is especially high in Ecuador with approximately 27 species, most of them new to science.

SCHISMATOGLOTTIS

The genus is primarily Old World, but two species occur in the Venezuelan Guianas, the lowlands of southern Venezuela and in adjacent Suriname and the Amazon basin. ***Schismatoglottis americana*** Jonk. & Jonk. occurs only in Suriname on Tafelberg. ***Schismatoglottis bolivarana*** Bunting & Steyermark is endemic to Venezuela, known from both Bolivar and Amazonas, whereas ***S. spruceana*** (Schott) Bunting, which includes two varieties, occurs in the same states but also in Brazil and Peru. Relatively few collections

exist for ***S. bolivarana***. ***Schismatoglottis spruceana*** occurs only in Amazonia (Category 1) in Peru.

SPATHANTHEUM

This tuberous-stemmed genus of two species is still poorly known. One of the species, ***S. orbignyanum*** Schott, is known only from northern Argentina, Bolivia, and Peru, ranging up to 2400 m elevation. This species, once poorly collected, is now known from a number of well documented collections. The second species, ***S. intermedium*** Bogner is a distinct species known only from the department of Cuzco in the Provinces of Cuzco and Urubamba. Both species occur only in Category 6 areas.

SPATHIPHYLLUM

This genus of about 60 terrestrial or rupicolous species in the tribe Spathiphylleae ranges from central Mexico to Trinidad, the Guianas, Brazil, and Peru primarily at lower elevations. Bunting's revision (1960) included 36 species, but many species have been subsequently collected during the past three decades. Baker & Burger (1976) revised the Costa Rican species and described two new taxa. Twenty-four species and two varieties occur in Central America (including several new species); eleven species and one subspecies occur in Venezuela; five in the Guianas; four in Brazil and at least seven in Peru. There are relatively few species of the genus in the lowland Amazon basin, but one widespread species, ***S. cannifolium*** (Dryander) Schott is the most common and widespread species in the genus ranging from Trinidad and the lowland Guianas to just south of the Amazon River in Brazil and west to Colombia and Peru as far south as Pasco Department. Curiously, it has not been found in Bolivia. While most ***Spathiphyllum*** species are understory herbs, some species, such as ***S. friedrichsthalii*** Schott, often occur in open marshy areas or along the banks of streams or lakes. Others, including ***S. quindiuense*** Engl., are rheophytes, occurring along or in streams. Costa Rica and Panama probably constitute a center of diversity with 17 species, but Mexico is also diverse with six species. In South America, the Guiana region (including the Venezuelan Guyana) has relatively high species diversity with eight species occurring there (Bunting, 1960).

Peru also has high species diversity with 9 species. These include: ***S. canniaefolium*** (Dryander) Schott, ***S. gracile*** Bunting, ***S. humboldtii*** Schott, ***S. juninense***, ***S. lechleriana*** Schott, ***S. minor*** Bunting, ***S. quindiuense*** Engler, ***S. tenerum*** Engler, and ***S. tenerum*** Engler.

STENOSPERMATION

A primarily epiphytic genus in tribe Monstereae with approximately 60 species, the majority of which are new to science. The genus ranges from Guatemala to the Guianas, Brazil and Peru but it is known primarily from the Andes, especially in Colombia and Ecuador. Only ten species occur in Central America, nine of these in Panama. Costa Rica has seven species, but few occur in Middle America. Seven species occur in Venezuela, four species occur in the Guianas, and Mayo reports only two species for Brazil. Peru has a total of nine published species, ***S. amomifolium*** (Poeppig) Schott, ***S. crassifolium*** Engler, ***S. flavescense*** Engler, ***S. gracile*** K. Krause, ***S. mathewsii*** Schott, ***S. multiovulatum*** (Engler)

N.E. Brown, ***S. spruceanum*** Schott, ***S. wallisii*** Masters and ***S. weberbaueri*** Engler. However, it is likely that a number of undescribed species in ***Stenospermation*** occur in Peru.

Stenospermation occurs primarily at middle elevations in areas of very wet forest. Relatively few species occur at lower elevations except in the wettest life zones. There are relatively few, mostly widespread species in the lowland Amazon basin (surely fewer than five species). Next to ***Dieffenbachia, Stenospermation*** is probably the most difficult genus taxonomically and certainly one of the most poorly known of all aroid genera in the neotropics. The taxonomic difficulty is owing largely to the absence of pronounced differences between species. Whereas most genera of Araceae have valuable taxonomic characters in leaf venation, ***Stenospermation*** leaf blades offer little in the way of taxonomic value.

SYNANDROSPADIX

A monotypic, tuberous genus from northern Argentina, Bolivia and Peru, ***Synandrospadix vermitoxicus*** (Griseb.) Engl.

SYNGONIUM

This genus of hemiepiphytic, appressed climbers and vines has been revised (Croat, 1981). The genus has an estimated 36 species. The center of diversity for ***Syngonium*** is in Costa Rica and Panama which together have a total of 17 species. Costa Rica has 16 species while Panama has 11 species. Mexico is a secondary center of diversity with eight species. Only three species from Central America, ***S. angustatum*** Schott, ***S. macrophyllum*** Engl., and ***S. podophyllum*** Schott, are very wide-ranging, with all others endemic to either Mexico or to Costa Rica and Panama. ***Syngonium podophyllum*** is particularly wide-ranging, from Mexico to Brazil.

The West Indies have but a single species, ***S. auritum*** L. Relatively few species of ***Syngonium*** occur in South America, though several collections made in recent years probably represent additional new species. Eleven species are endemic to South America with four of them occurring in Peru; ***S. gentryanum*** Croat, ***S. hastifolium*** Engler, ***S. podophyllum*** Schott, and ***S. yurimaguense*** Engler.

Syngonium is divided into four sections, all of which occur in Central America. The sections include section ***Syngonium***, with pedate leaves, the largest and most widespread section occurring throughout the range of the genus; section ***Cordatum***, with simple cordate blades, ranging from Mexico to Brazil; section ***Oblongatum***, with simple, oblong blades, from Costa Rica and Panama; and section ***Pinnatilobum***, with pinnately lobed blades, known only from Mexico and Guatemala (Croat & Bogner, 1987). ***Syngonium*** exhibits pronounced heterophily and each growth phase from juvenile to preadult to adult plants must be collected for proper study.

TACCARUM

Taccarum is a tuberous-stemmed genus of five species in tribe ***Spathicarpeae*** restricted to temperate South America in Southern Brazil, Bolivia, Paraguay, and Argentina. It grows in damp soil in the understory or along roadsides, in humid to seasonally dry areas. The

genus is recognized by its tuberous stem, highly divided leaf and stipitate male flowers. Two species, ***T. peregrinum*** (Schott) Engl. and ***T. weddellianum*** Brongn. ex. Schott (Fig. 4), occur in Paraguay (Croat, 1988). The former also occurs in southern Brazil and in northern Argentina. ***Taccarum weddellianum*** is the most widespread species in the genus, ranging to Bolivia, Peru, and Brazil (Acre and Matto Grosso). Several other species occur in Bolivia, including ***T. cardenasianum*** Bogner and ***T. caudatum*** Rusby. ***Taccarum warmingii*** Engl. occurs in southern Brazil in São Paulo State.

ULEARUM

A genus of understory rhizomatous herbs from "terra firme" forest in the upper Amazon basin of western Brazil and Peru. Engler described ***Ulearum sagittata*** from an Ule collection (6323) from Pongo de Cainarche (now called Shanusi) in San Martín Department of Peru. Bogner has recognized a new variety, ***U. sagittatum*** var. ***viridispadix***, from the material in Acre.

UROSPATHA

The genus (subtribe ***Dracontiinae*** of tribe ***Lasieae***) consists of fewer than ten species of rhizomatous herbs occurring in swampy areas or along streams or lakes at low elevations, mostly in open habitats including wet places in savannas. In Central America there is but a single species, ***U. grandis*** Schott, occurring in swamps very near the Caribbean coast. Another species, ***U. sagittifolia*** (Rodsch) Schott, is widespread in the Amazon basin and occurs Peru. Engler treated 12 species, based mostly on leaf shape, but blade shape is immensely variable in the well known species and a reevaluation of the remaining species must be made. Probably fewer than 6 species will ultimately be recognized.

According to Hay (1992) the recently described genus ***Urospathella*** Bunting (Bunting, 1988), based on a plant originally described as ***Cyrtosperma wurdackii*** Bunting, is a synonym of ***Urospatha***. Hay transferred the species to ***Urospatha*** as ***U. wurdackii*** (Bunting) Hay.

XANTHOSOMA

This genus (Subfamily Aroideae) of approximately 45 species ranges from Mexico to the West Indies, Trinidad, the Guianas and Argentina. As many as 12 species occur in Central America, and four in the West Indies. Twenty species are known from Venezuela, perhaps owing as much to the more than twenty years of activity by G. S. Bunting in Venezuela than to real differences in the distribution of ***Xanthosoma***. Two native species occur in Trinidad; nine species in the Guianas, ten in Brazil; two in Paraguay and Argentina; and ten in Peru (Croat, 1993). Brazil is estimated to have about 20-30 species and Bolivia about ten species according to Eduardo Goncalvaes (pers. comm.). ***Xanthosoma*** species usually occur at a typical site, and lowland and upland sites tend to have about the same number of species. The Peruvian species are ***X. brevispathum*** Engler, ***X. fractum*** Madison, ***X. helleborifolium*** (Jacq.) Schott, ***X. poeppigii*** Schott, ***X. pubescens*** Poeppig, ***X. purpuratum*** K. Krause, ***X. sagittifolium*** Schott, ***X. stenospathum*** Madison, ***X. tarapotense*** Engler and ***X. trichophyllum*** K. Krause. An undescribed species with pilose, pedately compound leaves has been discovered from the San Martín Department between Tarapoto and Yurimaguas.

Xanthosoma ranges through a wide variety of life zones from Tropical Moist Forest to Pluvial Forest and from sea level to at least 2200 m. It may occur in the forest understory, along the edges of roads and streams, in fissures of limestone outcrops or in open swampy areas. In seasonally dry areas the stems are tuberous, usually depressed-globose with roots around the upper periphery, or in wetter areas it may be caulescent or even arborescent with trunks to 4 m tall. Like many other genera, the leaf blades range from simple to compound. Xanthosoma remains one of the more poorly understood genera in the Neotropics.

Conclusion

While generally somewhat less rich in species-diversity, Peru is the richest country in world in terms of generic diversity of Araceae, even richer in generic diversity than Colombia which has more species diversity. Up to a third of its species of Araceae, especially in genera such as ***Anthurium, Monstera*** and ***Philodendron*** remain undescribed. Species richness is probably greatest in the intermountain valley on the eastern slopes of the Cordillera Oriental and in the intermountain valleys between the Cordillera Oriental and the Cordillera Occidental. The same regions have large percentages of species that are endemic. It is obvious from this discourse that much remains to be known about the Araceae of Peru. Considerable more study and field work must be carried out to complete the study.

Literature cited

Baker, R. A. & W. C. Burger. 1976. Key and commentary on the species of *Spathiphyllum* (Araceae) in Costa Rica, including *S. silvicola,* sp. nov. *Phytology* 33: 447-453.

Bogner, J. & D. H. Nicolson, 1991. A revised classification of Araceae with dichotomous keys. *Willdenowia* 21: 35-50.

Bunting, G. S. 1960. A revision of the genus *Spathiphyllum* (Araceae). *Mem. New York Bot. Gard.* 10: 1-54.

_____. 1965. Commentary on Mexican Araceae. Gentes *Herb.* 9: 291-382.

_____, 1979. Sinopsis de las Araceae de Venezuela. Revista Fac. Agron. (Maracay) 10(1-4): 139-290.

_____. 1988. *Urospathella*, a new genus of Venezuelan Araceae. *Phytologia* 65: 391-392.

_____. 1995. Araceae, pp. 600-679. *In*: J. A. Steyermark, P. Berry & B. Holtz (eds.), Flora of the Venezuelan Guayana. Timber Press. Vol. 2. Portland, Oregon.

Crisci, J. V. 1971. Flora Argentina: Araceae. *Revista Mus. La Plata*, Secc. Bot. 11: 193-284.

Croat, T. B. 1979. The distribution of Araceae. Pp. 291-308. *In*: K. Larsen & L.B. Holm-Nielsen (eds.), Tropical Botany. Academic Press, London.

_____. 1981 (1982). A revision of *Syngonium* (Araceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 565-651.

_____. 1983. A revision of the genus *Anthurium* (Araceae) of Mexico and Central America. Part 1: Mexico and Middle America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70: 211-417.

_____. 1986a. A revision of the genus *Anthurium* (Araceae) of Mexico and Central America. Part 2: Panama. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 14: 1-204.

_____. 1986b. The distribution of *Anthurium* (Araceae) in Mexico, Middle America and Panama. *Selbyana* 9: 94-99.

_____. 1986c. New taxa of *Caladium, Chlorospatha*, and *Xanthosoma* (Araceae: Colocasioideae) from southern Central America and northwestern Colombia. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 462-474.

_____. 1987a. A summary of evidence and arguments supporting the removal of *Acorus* from the Araceae. *Taxon* 36: 723-729.

_____. 1987b. New taxa of *Caladium* and *Chlorospatha* (Araceae-Colocasioideae) from Panama and NW Colombia. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 462-474.

_____. 1988(1990). The ecology and life forms of Araceae. *Aroideana* 11(3-4): 4-56.

_____. 1991. A revision of *Anthurium* section *Pachyneurium* (Araceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 539-855.

_____. 1993. Araceae. Pp. 71-82. *In*: L. Brako & J. L. Zarucchi, Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 45.

_____. 1999. Araceae. *In*: P. Jorgensen & S. León-Yánez (eds.), Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 75.

_____. & J. Bogner. 1987. Aroid Profile No. 11: *Syngonium steyermarkii* Croat. *Aroideana* 10: 20-22.

_____. & N. Lambert. 1987. The Araceae of Venezuela. *Aroideana* 9: 3-214.

_____. & R. S. Sheffer. 1983. The sectional groupings of *Anthurium* (Araceae). *Aroideana* 6(3): 85-123.

Engler, A. 1905. Araceae-Pothoideae. Pp. 1-330. In: A. Engler (ed.), *Das Pflanzenreich* IV 23B(Heft 21). W. Engelmann, Leipzig and Berlin.

Grayum, M.H. 1990. Evolution and phylogeny of Araceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 628-677.

_____. 1991. *Chlorospatha kressii* (Araceae), a new compound-leaved species from Chocó Department, Colombia. *Novon* 1: 12-14.

Hay, A. 1992 . Tribal and subtribal delimitation and circumscription of the genera of Araceae tribe Lasieae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 184-205.

Jonker-Verhoef, A. M. E. & F. P. Jonker. 1953. Araceae. Pp. 1-80. *In*: A. A. Pulle & J. Lanjouw (eds.), *Flora of Surinam*. I(2). Royal Tropical Institute, Amsterdam.

Macbride, J. F. 1936. Araceae. Pp. 428-486. *In*: Flora of Peru. *Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.* 13.

Madison, M. T. 1977. A revison of *Monstera* (Araceae). *Contr. Gray Herb.* 207: 1-100.

_____. 1978. The species of the *Anthurium* with palmately divided leaves. *Selbyana* 2: 239-282.

_____. 1981. Notes on *Caladium* (Araceae) and its allies. *Selbyana* 5(3-4): 342-377.

Mayo, S. J., J. Bogner, & P. C. Boyce. 1997. *Genera of Araceae.* Royal Botanical Garden, Kew.

Renner, S. S., H. Balslev & L. B. Holm-Nielsen. 1990. Araceae. Pp. 54-58. *In: Flowering plants of Amazonian Ecuador, a checklist. AAU Reports* 24. Botanical Inst. Univ. Aarhus, Pontificia Univ., Catolica del Ecuador.

Schott, H. C. 1860. *Prodromus Systematis Aroidearum.* Mechitarists's Press, Vienna.

Sodiro, L. 1900. Anthuria Ecuadorensia nova. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 4(6): 77-78.

_____. 1901a. Anturios Ecuatorianos: Diagnoses previas. *Anales Univ. Centr. Ecuador* 15: 1-18.

_____. 1901b. *Anturios Ecuatorianos: Diagnoses previas.* Pp. 1-17. Quito.

_____. 1902-1903. Anturios Ecuatorianos. *Anales Univ. Centr. Ecuador* 15-17.

_____. 1903. *Anturios Ecuatorianos.* Monografia II. Contribuciones al conocimiento de la flora Ecuatoriana. Pp. i-xxxii 1-231, 1-7 (Adiciones), pls. 1-28. Quito.

_____. 1905a. Supplemento I. Anturios Ecuatorianos. *Anales Univ. Centr. Ecuador* 19-20.

_____. 1905b. Suplemento I. *Anturios Ecuatorianos*. Monografia II. Contribuciones al conocimiento de la flora Ecuatoriana. pp. I-III,[1-3],4-100,[101-112], pls. A,I-X.

_____. 1905c. Anturios Ecuatorianos. *Revista Chileana Hist. Nat.* 9: 22-29.

_____. 1906. Suplemento II. Anturios Ecuatorianos. *Anales Univ. Centr. Ecuador* 22: 20-39.

_____. 1907. Suplemento II. *Anturios Ecuatorianos.* pp.1-23.

_____. 1908a. Aroideae. *Sert. Fl. Ecuador Ser., Ser. 2,* 22: 257-278.

_____. 1908b. Aroideae. *Sert. Fl. Ecuador Ser., Ser. 2*: 61-82.

Figure 1. ***Anthurium regale*** Linden (Plowman 11637 from San Martín: vicinity of Pulcache). This is a member of section ***Cardiolonchium*** and very rare in Peru.

Figure 2. ***Anthurium oxycarpum*** Poeppig (Plowman & Kennedy 3699 from Huánuco: at Puente Duran between Chinchao and Las Palmas, 1000 m). This species is a member of section ***Pachyneurium*** which has its greatest concentration in Peru and Ecuador. Thirteen of the 28 species in Peru are endemic.

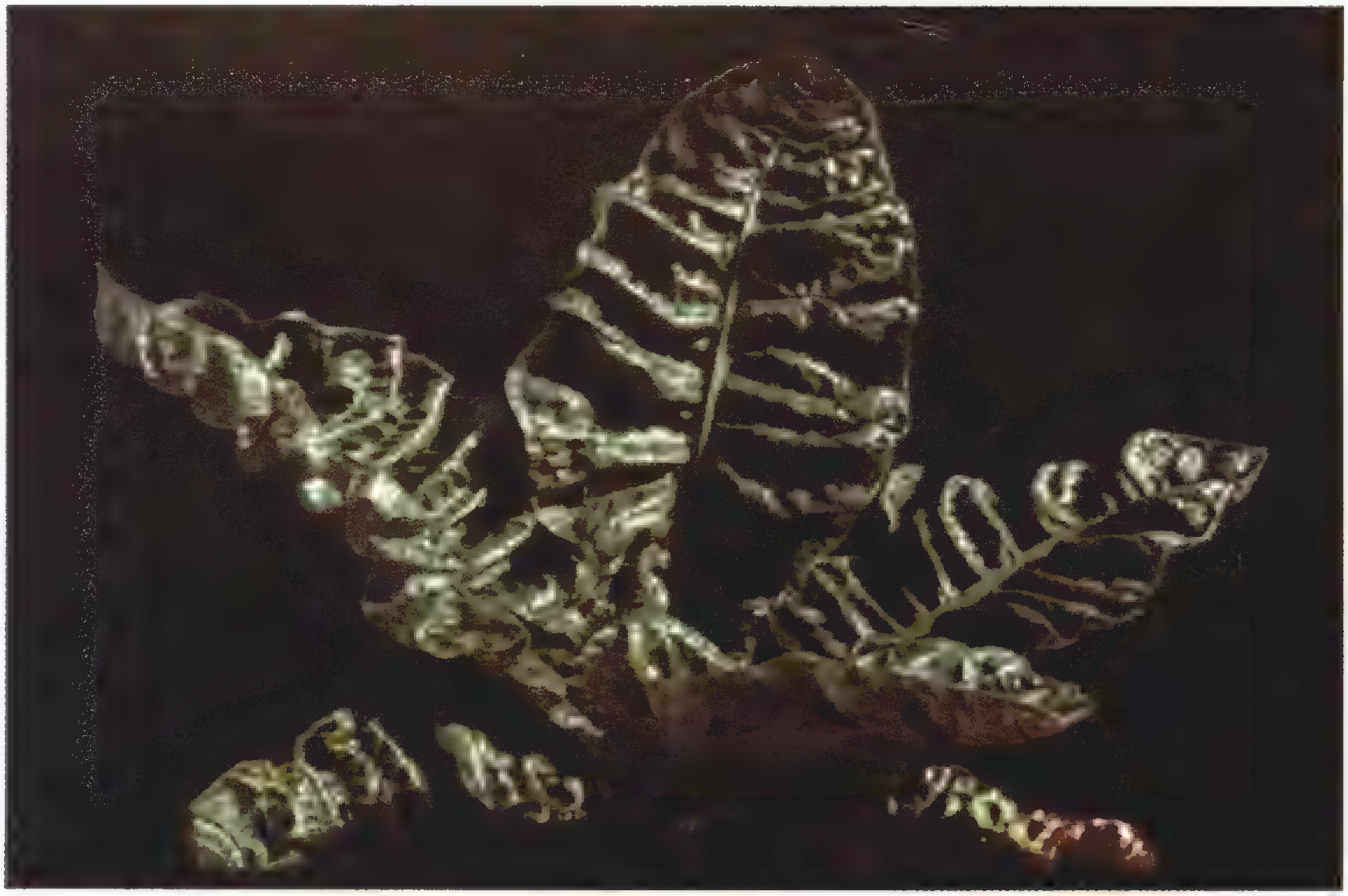


Figure 3. ***Anthurium reflexinervium*** Croat (Collected by Plowman from near Tingo María in Huánuco; cultivated at Selby Gardens; photo by Deni Bown). This is a rare endemic species.

Figure 4. ***Taccarum weddelianum*** Brongn (Solomon 13519 collected in Bolivia but also known from Peru in Madre de Dios Department). It is unusual in having stalked staminate flowers. It is a member of the tribe *Spathicarpeae* which contributes to the generic richness of the Araceae of Peru.

Figure 5. Philodendron pastazanum K. Krause (Collected by Ray Baker in Ecuador but now known from northern Peru in Amazonas Department.) It is unusual in being a terrestrial plant with stems that creep horizontally over the surface of the ground.

Figure 6. Montrichardia linifera Schott (not collected) Photo by T. Croat near Yanamono near Iquitos in Loreto Department. This huge rooted aquatic with bamboo-like stems occurs along the major streams and lakes in the lowlands of Amazonia.

Table 1. Species, ecological zones and departmental distribution of Araceae reported from Peru. Abbreviations follow Croat, 1993

Species	Zone	AM	AP	AY	CA	CU	HU	HV	JU	LA	LI	LO	MD	PA	PI	PU	SM	TU	UC	?
Anthurium amoenum var humile	Andean I & II	●					●									●				
Anthurium apaporanum	Amazonian	●					●					●		●					●	
Anthurium atropurpureum var arenicola	Amazonian	●										●	●							
Anthurium atropurpureum var. atropurpur.	Amazonian											●								
Anthurium balaoanum	Amazonian-Andean I																	?		
Anthurium barclayanum	Andean I																	●		
Anthurium basirotundum	Amazonian																●			
Anthurium brevipedunculatum	Amazonian-Andean I	●					●		●			●	●				●			
Anthurium breviscapum	Amazonian-Andean I & II	●			●	●	●		●			●	●	●		●	●			
Anthurium cainarachense	Amazonian											●								
Anthurium caramantae	Andean II & III?								●											
Anthurium carneospadix	Andean II				●				●											
Anthurium clavigerum	Amazonian -Andean I	●					●					●	●	●			●			
Anthurium consimile	Andean I ?																			●
Anthurium corallinum	Amazonian-Andean I & II					●	●													
Anthurium coripatense	Andean II	●			●	●			●					●			●			
Anthurium croatii	Amazonian - Andean I	●					●		●			●	●	●			●		●	
Anthurium decurrens	Amazonian-Andean I					●	●		●	●			●			●				
Anthurium dombeyanum	Amazonian-Andean I & II	●			●	●	●		●					●			●			
Anthurium eminens	Amazonian-Andean I & II	●				●	●					●	●	●			●			
Anthurium ernestii	Amazonian-Andean I	●					●					●	●	●			●		●	
Anthurium flavescens	Andean I						●		●								●			
Anthurium formosum	*Andean I*						●					●							●	
Anthurium galactospadix	*Amazonian*											●							●	
Anthurulum gracile	*Amazonian-Andean I*						●		●			●	●				●		●	
Anthurium gracilipedunculatum	*Andean II*						●													
Anthurium harlingianum	*Andean I & II*						●		●					●			●			
Anthurium huallagense	*Andean I*						●													
Anthurium idmense	*Andean II*					●														
Anthurium interruptum	*Amazonian-Andean I*												●						●	
Anthurium knappiae	*Amazonian*																●			
Anthurium kunthii	*Amazonian*	●				●	●					●	●			●	●			
Anthurium latissimum	*Andean I & II*			●			●		●								●			
Anthurium lechlerianum	*Andean II*					●	●		●	●						●				
Anthurium llewelynii	*Amazonian-Andian I*						●										●			
Anthurium loretense	*Amazonian*	●										●		●			●			
Anthurium lutescens	*Andean I*						●		●											
Anthurium macbridei	*Andean I*								●						●					
Anthurium macleanii	*Andean I or II?*	●					●													
Anthurium manuanum	*Amazonian-Andean I*												●							

Species	Zone	AM	AP	AY	CA	CU	HU	HV	JU	LA	LI	LO	MD	PA	PI	PU	SM	TU	UC	?
Anthurium microspadix	Andean I & II													●					●	
Anthurium monzonense	Amazonian						●													
Anthurium nervosum	Andean I	●																		
Anthurium obtusum	Amazonian-Andean I	●					●					●	●	●			●			
Anthurium ottonis	Amazonian-Andean I & II					●								●		●				
Anthurium ovatifolium	Andean I & II	●										●								
Anthurium oxycarpum	Amazonian-Andean I	●		●			●		●			●	●	●			●		●	
Anthurium pachylaminum	Andean I											●		●			●			
Anthurium paraguayense var. Coroicoanum	Andean I					●														
Anthurium peltatum	Andean I						●													
Anthurium pendulifolium	Amazonian	●										●					●			
Anthurium penningtonii	Andean II	●			●												●			
Anthurium pentaphyllum var pentaphyllum	Amazonian								●			●	●				●			
Anthurium pittieri	Amazonian	●										●	●							
Anthurium plowmanii	Amazonian																●			
Anthurium pohlianum	Andean I																	●		
Anthurium polydactylum	Andean II						●		●											
Anthurium polyschistum	Amazonian											●								
Anthurium reflexinervium	Andean I						●													
Anthurium regale	Andean I																●			
Anthurium remotigeniculatum	Andean I	●															●			
Anthurium rubrinervium	Amazonian- Andean I	●				●	●					●				●	●			
Anthurium scandens subsp scandens	Andean I & II	●				●	●		●			●	●	●		●	●		●	
Anthurium schunkei	Andean I								●											
Anthurium siccisilvarum	Andean I & II						●							●						
Anthurium simpsonii	Andean I																	●		
Anthurium soukupii	Andean I & II	●			●	●	●		●					●						
Anthurium superbum subsp. brentberlinii	Amazonian	●																		
Anthurium tarapotense	Amazonian-Andean I																●			
Anthurium triphyllum	Amazonian-Andean I & II	●											●	●			●			
Anthurium truncicolum	Amazonian	●					●					●								
Anthurium uleanum var. nanayense	Amazonian											●								
Anthurium uleanum var. uleanum	Amazonian						●					●	●						●	
Anthurium variegatum	Andean II	●																		
Anthurium vaupesianum	Amazonian											●								
Anthurium vittariifolium	Amazonian											●								
Anthurium weberbaueri	Andean I & II						●							●		●				

Species	Zone	AM	AP	AY	CA	CU	HU	HV	JU	LA	LI	LO	MD	PA	PI	PU	SM	TU	UC	?
Anthurium willifordii	Amazonian											●								
Anthurium yurimaguense	Amazonian											●								
Asterostigma pavonii	Andean II		●			●	●	●								●				
Caladium bicolor	Amazonian	●				●	●	●				●	●	●						
Caladium picturatum	Amazonian											●								
Colocasia esculenta	Amazonian-Andean I					●					●	●								
Dieffenbachia cannifolia	Amazonian																			
Dieffenbachia cordata	Andean I								●											
Dieffenbachia costata	Amazonian-Andean I	●					●		●								●			
Dieffenbachia gracilis (Not reconfirmed)																				
Dieffenbachia humilis	Amazonian					●						●								
Dieffenbachia imperialis	Amazonian?																			●
Dieffenbachia macrophylla	Andean I						●							●						
Dieffenbachia obliqua	Amazonian											●								
Dieffenbachia olbia (Cultivated)	Amazonian																			
Dieffenbachia weberbaueri	Andean I						●													
Dracontium amazonense	Amazonian											●								
Dracontium asperispathum	Amazonian											●								
Dracontium angustispathum	Amazonian											●								
Dracontium longipes	Amazonian												●							
Dracontium peruvianum	Amazonian-Andean I						●					●		●						
Dracontium plowmanii	Amazonian-Andean I					●						●	●							
Dracontium spruceanum	Amazonian-Andean I	●										●	●							
Filarum manserichense	Amazonian											●								
Gorgonidium vargasii	Andean II					●														
Heteropsis linearis	Amazonian											●								
Heteropsis oblongifolia	Amazonian-Andean I	●										●	●	●			●			
Heteropsis peruviana	Amazonian-Andean I-III					●						●	●							
Heteropsis spruceana var. robusta	Amazonian-Andean I																●			
Homalomena crinipes	Amazonian											●	●							
Homalomena peltata	Amazonian-Andean I						●										●			
Homalomena picturata	Amazonian											●								
Monstera adansonii var. klotzschiana	Amazonian											●	●							
Monstera adansonii var. laniata	Amazonian											●								
Monstera dilacerata	Amazonian-Andean I						●		●			●	●				●		●	
Monstera dubia	Amazonian-Andean I					●	●		●				●	●			●			
Monstera lechleriana	Amazonian-Andean I	●				●	●					●	●	●		●	●			
Monstera obliqua	Amazonian-Andean I	●				●	●		●			●	●	●		●	●		●	
Monstera spruceana	Amazonian	●										●	●	●			●			

Species	Zone	AM	AP	AY	CA	CU	HU	HV	JU	LA	LI	LO	MD	PA	PI	PU	SM	TU	UC?	
Monstera subpinnata	Amazonian-Andean I	●		●			●		●			●	●	●			●			
Montrichardia arborescens	Amazonian											●								
Montrichardia linifera	Amazonian											●								
Philodendron acreanum	Amazonian						●		●			●	●	●			●			
Philodendron acutifolium	Amazonian								●											
Philodendron alatum	Amazonian						●													
Philodendron angustialatum	Amazonian-Andean I						●													
Philodendron applanatum	Amazonian											●								
Philodendron barrosoanum	Amazonian						●		●			●								
Philodendron basivaginatum	Amazonian											●								
Philodendron brevispathum var holmquistii	Amazonian											●	●							
Philodendron camposportoanum	Amazonian												●							
Philodendron cataniapoense	Amazonian											●								
Philodendron chanchamayense	Amazonian-Andean I						●		●			●	●	●						
Philodendron cruentum	Andean I						●		●					●						
Philodendron deflexum	Andean I						●													
Philodendron deltoideum	Amazonian-Andean I						●		●					●			●			
Philodendron densivenium	Andean II					●	●													
Philodendron devansayeanum (Cultivated)																				
Philodendron distantilobum	Amazonian											●								
Philodendron divaricatum	Amazonian-Andean I						●		●			●								
Philodendron elaphoglossoides	Amazonian											●								
Philodendron ernestii	Amazonian-Andean I	●					●					●	●	●		●	●		●	
Philodendron exile	Amazonian-Andean I	●				●	●		●			●	●	●			●			
Philodendron fibrillosum	Amazonian-Andean I						●		●					●			●			
Philodendron fragrantissimum	Amazonian	●										●	●	●			●		●	
Philodendron goeldii	Amazonian											●								
Philodendron grazielae	Amazonian											●								
Philodendron guttiferum	Amazonian-Andean I	●					●					●	●				●			
Philodendron hederaceum	Amazonian-Andean I & II						●						●	●						
Philodendron heterophyllum	Amazonian-Andean I						●					●	●				●			
Philodendron heteropleurum	Amazonian											●								
Philodendron huanucense	Andean I						●													
Philodendron hylaeae	Amazonian											●	●				●			
Philodendron insigne	Amazonian-Andean I	●										●		●						
Philodendron juninense	Andean I								●											
Philodendron killipii	Andean I								●											
Philodendron lechlerianum	Amazonian-Andean I	●					●					●	●			●	●			

Species	Zone	AM	AP	AY	CA	CU	HU	HV	JU	LA	LI	LO	MD	PA	PI	PU	SM	TU	UC	?
Philodendron leucanthum	Amazonian											●								
Philodendron linnaei	Amazonian											●		●						
Philodendron longistilum	Amazonian																			
Philodendron maculatum (Not reconfirmed)	Amazonian																			
Philodendron mathewsii	Andean I						●													
Philodendron megalophyllum	Amazonian-Andean I	●				●	●					●	●				●		●	
Philodendron micranthum	Amazonian	●										●					●			
Philodendron ornatum	Amazonian-Andean I											●	●				●			
Philodendron panduriforme var panduriform.	Amazonian-Andean I											●					●			
Philodendron pastazanum	Amazonian	●																		
Philodendron paxianum	Amazonian-Andean I	●										●	●				●			
Philodendron pteropus	Amazonian	●										●								
Philodendron pulchrum	Amazonian-Andean I	●										●					●			
Philodendron quinquelobum	Amazonian											●	●							
Philodendron ruizii	Amazonian-Andean I & II				●	●	●		●								●			
Philodendron solimoesense	Amazonian						●					●	●							
Philodendron stenophyllum	Andean I																			
Philodendron steyermarkii	Amazonian											●								
Philodendron surinamense	Amazonian-Andean I & II											●								
Philodendron tarmense	Andean I								●											
Philodendron uleanum	Amazonian	●					●					●	●							
Philodendron variifolium (Cultivated)	Andean I																			
Philodendron venustum	Amazonian																			
Philodendron verrucosum	Andean II											●					●			
Philodendron weberbaueri	Andean I															●				
Philodendron wurdackii	Amazonian											●								
Pistia stratiotes	Amazonian										●	●	●				●		●	
Rhodospatha latifolia	Amazonian-Andean I	●					●					●	●	●			●			
Rhodospatha moritziana	Amazonian																●			
Rhodospatha oblongata	Amazonian-Andean I						●					●	●				●			
Schismatoglottis spruceanum var. Sprucea.	Amazonian											●								
Spathantheum orbignyanum	Andean II					●										●				
Spathiphyllum cannaefolium	Amazonian	●										●		●						
Spathiphyllum gracile	Amazonian	●										●								
Spathiphyllum humboldtii	Amazonian											●		●						
Spathiphyllum juninense	Amazonian-Andean I	●					●		●			●	●	●			●			

Species	Zone	AM	AP	AY	CA	CU	HU	HV	JU	LA	LI	LO	MD	PA	PI	PU	SM	TU	UC	?
Spathiphyllum lechlerianum	Amazonian	●									●	●				●	●			
Spathiphyllum minor	Andean I								●		●									
Spathiphyllum quindiuense	Amazonian																●			
Spathiphyllum tenerum	Andean I										●						●			
Stenospermation amomifolium	Andean I						●		●			●								
Stenospermation crassifolium	Andean I						●		●											
Stenospermation flavescens	Andean II						●		●		●								●	
Stenospermation gracile	Amazonian-Andean I	●											●				●			
Stenospermation mathewsii	Andean I										●						●			
Stenospermation multiovulatum	Amazonian-Andean						●				●						●			
Stenospermation spruceanum	Amazonian-Andean I						●		●		●						●			
Stenospermation wallisii	Andean I & II	●				●	●		●				●				●			
Stenospermation weberbaueri	Andean I						●													
Synandrospadix vermitoxicus	Andean II					●														
Syngonium gentryanum	Andean I						●													
Syngonium hastifolium	Andean I												●							
Syngonium podophyllum	Amazonian-Andean I	●		●			●		●				●							
Syngonium yurimaguense	Amazonian-Andean I												●							
Taccarum weddellianum	Andean II												●							
Ulearum sagittatum	Amazonian											●								
Urospatha caudata (Not reconfirmed)																				
Urospatha sagittifolia	Amazonian											●								
Xanthosoma brevispathaceum	Amazonian								●											
Xanthosoma fractum	Andean I						●													
Xanthosoma helleborifolium	Amazonian-Andean I											●	●		●		●			
Xanthosoma poeppigii (Not reconfirmed)	Amazonian												●							
Xanthosoma pubescens	Amazonian-Andean I						●						●	●			●			
Xanthosoma purpuratum	Andean I				●							●								
Xanthosoma sagittifolium	Andean II												●				●			
Xanthosoma stenospathum	Andean I						●													
Xanthosoma tarapotense	Andean I																●			
Xanthosoma trichophyllum	Amazonian											●					●			

Table 2: Summary of. T. Croat Araceae Collections from Peru

Croat Collection Numbers	Collection Localities	Collection Dates
17412-21271	Loreto: Maynas, Loreto & Alto Amazonas	Jun-Oct. 1972
50919-50969	Convención: Quillabamba-Cusco	Oct 1980
50970-50984	Huánuco: Leoncio Prado	Oct 1980
50985-51050	San Martín: Mariscal Cáceres	Nov 1980
51051-51080	Ucayali: Coronel Portillo	Nov 1980
51081-51172	San Martín: Tarapoto	Nov 1980
51173-51255	Loreto: Maynas: Iquitos	Nov 1980
57632-57741	Junín: Tarma-San Ramón	Mar 1984
57742-57966	Pasco: Cerro de Pasco-Huánuco	Apr 1984
57967-58221	San Martín: Tingo María-Tocache Nuevo	Apr 1984
58222-58361	Amazonas: Bongara	Apr 1984
58362-58390	Cajamarca: Lambayeque	Apr 1984
58391-58411	Piura: Bagua-Olmos	Apr 1984
61646-61783	Loreto: Maynas: Indiana Explorama Inn	Jul 1986
78129-78156	Cusco: Paucartambo	Oct 1995
78157-78159	Cusco: Mirador Tres Cruces	Oct 1995
78160-78174	Cusco: Manu National Park	Oct 1995
78175-78227	Cusco: Paucartambo	Oct 1995
81551-81907*	Huánuco: Leoncio Prado: Tingo María-La Divisora (road to Pucalpa)	Jun 1998
*81721-81738	Ucayali	Jun 1998
81908-82038	Junín: Tarma & Satipo: Tarma to Satipo	Jun 1998

Arnaldoa
6(2) :81-116. 1999

Biogeografía y evolución del Clado *Nolana* (Nolaneae-Solanaceae)

MIYUKI TAGO-NAKAZAWA
Botanical Gardens
University of Tokyo
3-7-1 Hakusan, Bunkyo-Ku
Tokyo, 112-0001, Japan
Email: miyuki@ns.bg.s.u-tokyo.ac.jp

MICHAEL O. DILLON
Department of Botany
The Field Museum
Chicago, IL 60605 USA
Email: dillon@nolana.com

Resumen

La vegetación costera de Perú y norte de Chile, denominada Formaciones de Lomas, está compuesta de elementos florísticos provenientes de varias fuentes biogeográficas. El clado ***Nolana*** (Nolaneae-Solanaceae) resalta como el elemento florístico más conspicuo y de mayor distribución en estas formaciones; y la historia evolutiva de ***Nolana*** podria darnos indicios de la edad y el origen de los desiertos costeros. Los miembros del clado ***Nolana*** tradicionalmente han sido reconocidos a nivel familia (Nolanaceae) o subfamilia (Nolanoideae) debido a la morfología inusual de su carpelo, sin embargo, estudios de mapeo de sitios de restricción del ADN cloroplastidial, recientemente han ubicado a ***Nolana*** L. dentro de la familia Solanaceae relacionado estrechamente con ***Lycium*** L. y ***Grabowskiia*** Schlecht., en un clado donde también se encuentran ***Hyoscyamus*** L. y ***Atropa*** L. Nuestros estudios de relaciones filogenéticas dentro del clado ***Nolana*** incluyen datos de morfología, fisiología, y datos moleculares de secuencias de ITS y *matK*. El establecimiento de una filogenia putativa para el clado ***Nolana*** provee un marco para probar hipótesis de carácter evolutivo y biogeográfico. De los muchos géneros propuestos dentro del clado ***Nolana***, nuestros datos preliminares de ITS y *matK* apoyan el reconocimiento de tres subgéneros o secciones, ***Nolana, Alona*** Lindl., y tal vez ***Sorema*** Lindl. Adicionalmente, nuestros estudios apoyan el reconocimiento de ca. 83 especies: 40 especies de Perú, 39 especies de Chile, 3 especies distribuidas en Perú y Chile, y una especie en las Islas Galápagos. Desde 1983, realizamos estudios de campo a través del rango de distribución del clado ***Nolana***, y encontramos varias colectas de Perú y Chile que pueden garantizar formalmente su reconocimiento taxonómico. Nuestros estudios señalan al norte de Chile como el centro de origen del clado ***Nolana*** y se han registrado ejemplos de simpatría secundaria extensiva en dicha área. La evolución de la diversidad dentro del grupo, debe ser vista en el contexto de cambios climáticos y geológicos ocurridos en los desiertos costeros de Sudamérica, incluyendo cambios en los ciclos glaciales y de niveles del mar, el levantamiento continental, cambio global del clima, y el desarrollo histórico de patrones climáticos del ENSO (El Niño).

Abstract

The vegetation of coastal Peru and northern Chile, termed «lomas» formations, is composed of floristic elements from various biogeographic sources. The ***Nolana*** clade (Nolaneae-Solanaceae) stands out as the most wide-ranging and conspicuous floristic element of these formations; and the evolutionary history of ***Nolana s.l.*** may hold clues to the age and origin of the coastal deserts. In most modern classifications, members of the ***Nolana*** clade have been recognized at the familial (Nolanaceae) or subfamilial (Nolanoideae) rank due to its unusual carpel morphology , but chloroplast DNA restriction site mapping studies have recently provided evidence that ***Nolana*** L. clusters within the family Solanaceae with closest relationships to ***Lycium*** L. and ***Grabowskia*** Schlecht. in a clade that also contains ***Hyoscyamus*** L. and ***Atropa*** L. Our studies of the phylogenetic relationships within the ***Nolana*** clade include data from morphology, physiology, and molecular data from ITS and *matK* sequencing. The establishment of a putative phylogeny for the ***Nolana*** clade provides a framework for testing hypotheses of character evolution and biogeography.

Of the many genera purposed within the ***Nolana*** clade, our preliminary ITS and ***matK*** data provide weak support the recognition of subgenera or sections ***Nolana, Alona*** Lindl. and ***Sorema*** Lindl. In addition, our studies support the recognition of ca. 83 species: 40 species from Peru, 39 species from Chile, 3 species distributed in both Peru and Chile, and one species in the Galapagos Islands. Beginning in 1983, field studies have been made throughout the range of the ***Nolana*** clade, and we have encountered several collections that may warrant formal taxonomic recognition from both Chile and Peru. Our studies point to northern Chile as the origin for the ***Nolana*** clade and examples of extensive secondary sympatry are recorded from that area. Evolution of diversity within this group must be viewed in the context of the climatic and geological changes within the deserts of coastal South America, including glacial cycles and sea-level changes, continental uplift, and global climate change, and the historical development of ENSO (*El Niño*) weather patterns.

Introducción

La biogeografía histórica está comprometida con el desarrollo y pruebas de hipótesis relacionando los cambios distribucionales de los organismos cuando estos emprenden su desarrollo evolutivo sobre la dinámica superficie terrestre (Brown & Lomolino, 1998). Nuestra capacidad de reconstruir estos eventos requiere información de muchas fuentes, incluyendo un sólido conocimiento de la diversidad biológica en todos sus niveles, anatomía, morfología y biología reproductiva, distribuciones actuales y parámetros ecológicos, información de climas pasados, y filogenias reconstruidas de los organismos (Morrone & Crisci, 1995). En este trabajo proporcionamos un resumen de nuestro conocimiento actual de un grupo de plantas, el clado ***Nolana*** (Nolaneae-Solanaceae), incluyendo su diversidad, morfología, distribución geográfica, y ecología en nuestro intento de reconstruir la evolución y biogeografía del grupo.

Formaciones de *Lomas*

A lo largo de aproximadamente 3500 km de la costa occidental de Sud América (5°-

30º LS.), los desiertos de Perú y Atacama forman un cinturón continuo e hiperárido, interrumpido solo ocasionalmente por valles ribereños provenientes de la Cordillera de los Andes (Rundel et al., 1991). Una combinación de factores es responsable para el desarrollo de las condiciones hiperáridas a lo largo de la costa. Tiende a estar aislado de los patrones climáticos del este por la Cordillera Andina con montañas que alcanzan más de 3500 m. Existe una remarcable homogeneidad de temperatura en toda la extensión latitudinal del desierto el cual es el resultado de la influencia del frío, temperaturas de la superficie marina asociadas con la Corriente de Humboldt (Corriente Peruana) que fluye de sur a norte. Esto, combinado con la posición estable, el anticiclón subtropical, da lugar a un clima costero templado, uniforme con formaciones regulares de gruesos bancos de nubes tipo estratos por debajo de 1000 m durante los meses de setiembre a diciembre.

Además de estas neblinas estacionales, la región costera está influenciada también por periódicos y recurrentes eventos de las oscilaciones del Pacífico Sur El Niño (ENSO). Los fenómenos fisicos detrás del fenómeno ENSO son complejos y una explicación completa está fuera del alcance de este artículo. Pero de manera simple, las condiciones de El Niño prevalecen cuando las aguas normalmente frías de la costa occidental de Sud América son desplazadas por cuerpos de aguas más calientes, superficiales y subsuperficiales del Pacífico occidental que estimulan breves períodos de lluvia copiosa y temperaturas relativamente altas. Este flujo de humedad disponible tiene efectos profundos sobre las formaciones de lomas e indudablemente ha contribuído a moldear su composición y estructura, principalmente en la estimulación de florecimiento masivo que aprovisionan los bancos de semillas para plantas anuales y perennes. El impacto de las condiciones de El Niño sobre esta comunidad es obvio, y uno solo puede preguntarse cómo sería la vegetación costera en ausencia de estas condiciones. Potencialmente, los niveles de la diversidad florística podrían ser mucho menores y la migración y establecimiento más difíciles dentro y entre las formaciones. Los datos históricos relacionados con la aparición de las condiciones climáticas de El Niño sugieren que este fenómeno se presentó hace 5,000 - 15,000 años (Fontugne et al., 1999; Rodbell et al., 1999; Sandweiss et al., 1999). Registros más antiguos a plazo largo de El Niño son más difíciles de establecer pero los resultados a partir del estudio de fósiles de coral señalan que condiciones semejantes a El Niño pueden haber existido por 12,000 años (Hughen et al., 1999). Nuestros datos no permiten la estimación del surgimiento de las condiciones de El Niño, pero prescindiendo de su edad, los eventos de ENSO han ayudado a moldear las comunidades costeras presentes actualmente (Dillon & Rundel, 1990).

Las fluctuaciones climáticas de corto plazo, tal como el evento de El Niño (ciclos de 5 - 50 años), y cambios climáticos a largo plazo asociados con los ciclos glaciales (13,000 - 20,000 años) han influido en los principales cambios en las floras asociadas con la Cordillera Andina. Los ciclos glaciales han tenido efecto global antes y a través del Pleistoceno. La formación de glaciales sobre la cima de las montañas han causado fluctuaciones dramáticas del nivel del mar. Se estima que la disminución del nivel del mar ha oscilado entre 120 - 230 m y esta disminución habría cambiado significativamente la posición de la orilla del mar con relación al actual, lo cual expuso el talud continental del norte de Perú. Esta

acción habría desplazado las comunidades vegetales, especialmente desde 5° hasta los 15° LS. Estos cambios habrían ocasionado que algunas especies cambien su medio ambiente, un grupo se adaptó a los cambios, y otros redujeron su rango distribucional y mostraron una eventual extinción. Estos cambios habrían influido profundamente sobre la evolución de la flora y fauna del desierto costero proporcionando aislamiento geográfico y oportunidades para la combinación de poblaciones y/o diferentes especies producto del intercambio de genes (Tallis, 1991).

La vegetación nativa del desierto costero comprende más de 1300 especies, muchas de ellas altamente endémicas y en gran parte restringidas a las zonas de neblina o formaciones de *lomas* (Dillon, 1997; Dillon & Hoffmann, 1997). Las comunidades de las *lomas* se presentan como islas discretas de vegetación y separadas por distancias variables del hábitat hiperárido desprovisto de toda forma vegetal. El crecimiento de las plantas es dependiente de la disponibilidad de humedad y tolerancia a la sequía de cada especie, una combinación de las condiciones climáticas y esencialmente la ecofisiología determinan la composición de las comunidades. Estas son altamente variables y consisten de una mezcla de vegetación anual, perenne de corta vida y leñosa. De manera general, las especies pueden agruparse en categorías amplias de origen: 1) pantropicales de amplio rango o especies herbáceas (incluyendo las especies de las orillas marinas); 2) disyunciones anfitróficas de los desiertos de Norte América; 3) disyunciones andinas, y 4) endémicas de las *lomas*, tanto las de amplia distribución en el desierto o restringido a una o pocas localidades. El endemismo frecuentemente supera el 40% en comunidades individuales y típicamente incluye géneros endémicos en algunas familias (Duncan & Dillon, 1991).

La diversidad y niveles de endemismo encontrada dentro de la flora de los desiertos de Atacama y Perú y la hipótesis relacionada con la edad de los mismos plantea una paradoja. Algunos autores han argumentado que la aridez costera de estos desiertos es completamente reciente o joven (Arroyo et al., 1990), tal vez la edad del Holoceno (10,000 ac), mientras otros autores le dan una mayor antigüedad pero influenciada por los ciclos pluviales (Alpers & Brimhall, 1988; Rundel et al., 1991). Como un complemento a la biodiversidad comparativa y estudios ecológicos, donde la reconstrucción filogenética está disponible hemos examinado patrones de interrelación entre las plantas.

Dentro de las formaciones de *lomas*, hemos estudiado uno de los elementos más conspicuos de la flora desértica, el clado *Nolana*. Este grupo destaca como el de mayor distribución y variación de la flora costera con especies distribuidas desde el norte del Perú hasta el sur de Chile y las islas Galápagos (Fig. 1, Tabla 1). Es uno de los pocos géneros que se encuentra en casi todas las formaciones lomales, y presenta más de 80 especies, sobresaliendo como una de los taxa más diversos (Fig. 2). La diversidad primaria dentro de este clado ha sido estimada por diversos autores y la clasificación dentro del grupo ha sido dinámica, con cambios a nivel de familia, género y de especie (vea abajo). Desde 1983, hemos colectado más de 50 de las 83 especies reconocidas efectuando observaciones ecológicas a través de su rango geográfico. Además, hemos completado algunas líneas de investigación, incluyendo morfología, cruzamientos, estudios de tricomas y mericarpos a través de microscopía electrónica de barrido (SEM), y sistemática molecular. Tratando de establecer las relaciones filogenéticas de *Nolana*, proporcionamos un bosquejo para discutir la hipótesis de evolución

del carácter, por ejemplo, el gineceo único, relaciones interespecíficas y el origen del clado *Nolana*.

Historia taxonómica

La historia taxonómica inicial de este clado ha sido discutido por Johnston (1936) y Mesa (1981) y estas publicaciones han sido consultadas para detalles de la nomenclatura inicial en el grupo. Los diversos géneros propuestos para este clado son listados en la Tabla 2. El género ***Nolana*** L.f. (Linnaeus f., 1762) fue basada en ***N. prostrata*** L. (= ***Nolana humifusa*** Gouan). Ruiz y Pavón (1799) añadieron cuatro especies del sur de Perú. Incluyendo ***N. coronata, N. inflata, N. spathulata,*** y ***N. revoluta*** (= ***N. pallida*** Johnst.). En 1836, Gaudichaud colectó varias especies a lo largo de la costa de Perú y Chile y publicó 16 láminas representando 9 nuevas especies y 5 nuevos géneros: ***Bargemontia, Gubleria, Leloutrea, Rayera*** y ***Velpeaulia*** (Gaudichaud, 1849-57). Lindley (1844) estudió el grupo y describió ***Alona*** Lindl. ***Dolia*** Lindl., ***Aplocarya*** Lindl. y ***Sorema*** Lindl.

Dunal (1852) reconoció 33 especies en cinco géneros, ***Nolana, Dolia, Alibrexia, Aplocarya,*** y ***Bargemontia.*** En la tribu Nolaneae en la familia Solanaceae, Miers (1841-52) describió ***Alibrexia*** y examinó las especies descritas detalladamente. El expresó claramente su desacuerdo con el trabajo de Dunal en ubicar a ***Nolana*** dentro de Solanaceae e insistió que el grupo debería ser colocado en una familia independiente después de Boraginaceae y antes de Convolvulaceae. Miers reconoció la estrecha relación entre ***Nolana*** s.l y ***Grabowskia*** Schlect. y ubicó a este último dentro de una tribu en las Nolanaceae. Bentham y Hooker (1873) reconocieron 27 especies en cuatro géneros, ***Alona, Nolana, Dolia,*** y ***Bargemontia***, en la tribu Nolaneae en la familia Convolvulaceae. Philippi añadió dos nuevos géneros para el taxa chileno, ***Osteocarpus*** (1884) y ***Pachysolen*** (1895)

Johnston (1929, 1931) describió 18 nuevas especies para Chile y Perú y proporcionó la primera monografía moderna (1936) para el grupo tratando 63 especies. Viajó y colectó extensamente desde el sur de Perú hasta el norte de Chile durante el extraordinario fenómeno El Niño en 1925, permitiéndole estudiar muchas especies en condiciones de campo. Johnston (1929) inicialmente aceptó tres géneros, ***Nolana, Alona, Bargemontia***, pero en su monografía de 1936, decidió que ***Bargemontia*** no podría mantenerse como género diferente, sino dentro *de* ***Nolana***.

En la década de 1940, Ferreyra empezó a colectar a lo largo de la costa peruana y describió 13 nuevas especies de ***Nolana*** (1953, 1955, 1960, 1961, 1974). Vargas (1954) describió dos especies del interior de Perú, y Marticorena y Quezada (1974) describieron una especie chilena adicional, haciendo un total de ca. 80 especies aceptadas por los diversos autores. Mesa (1981) autor de la más reciente monografía, interpretó al grupo rigurosamente, y aceptó un solo género, ***Nolana***. Su concepto del género incluye dos secciones, ***Nolana*** sección ***Alona*** (Lindl.) Miers con cinco especies y ***Nolana*** sección ***Nolana*** con dos subsecciones, ***Nolana*** secc. ***Nolana*** subsecc. ***Bargemontia*** (Gaud.) Mesa con siete especies y ***Nolana*** secc. ***Nolana*** subsecc. ***Nolana*** con seis especies. La gran mayoría de las especies fueron reducidas a sinónimos y aceptándose sólo 18 especies. Recientemente, Mesa (1997; et al. 1998) han ampliado su concepto y aceptan 70 especies.

En nuestros estudios, hemos encontrado al menos cuatro especies nuevas para la ciencia las mismas que se están describiendo en otra parte. El listado de nombres propuestos de ninguna manera implica publicación válida en este trabajo. Después de estudiar este grupo, incluyendo los tipos, nosotros reconocemos un total de 83 especies en un solo género ***Nolana*** (Tabla 1). Realmente se cuenta con evidencias para reconocer dos subgéneros, ***Nolana*** y ***Alona***, estas y otras categorías subgenéricas se continúan evaluando. Prescindiendo de su posición jerárquica o el número de géneros reconocidos, los componentes dentro del clado ***Nolana*** forman un grupo bien definido y obviamente monofilético diagnosticado por su singular ovario de mericarpos.

La familia Nolanaceae fue propuesta por Dumortier (1829). En algunas clasificaciones modernas, los miembros del clado ***Nolana*** han sido reconocidos a nivel de familia (Cronquist, 1981; Mesa, 1986) o a un rango de subfamilia dentro de Solanaceae (Dahlgren, 1980; D'Arcy, 1979, 1991; Takhtajan, 1980; Thorne, 1968, 1983). En la clasificación de D'Arcy, fueron reconocidas 22 especies en dos géneros, ***Alona*** y ***Nolana*** en la tribu Nolaneae (Solanoideae). El estatus familiar de ***Nolana*** fue probado por Olmstead y Palmer (1992) usando técnicas de mapeo de sitios de restricción de DNA cloroplastos. Sus estudios apoyaron el reconocimiento del clado ***Nolana*** dentro de Solanaceae y profundamente inmersos dentro de la subfamilia Solanoideae (Solanaceae) y relacionadas con ***Lycium*** L. y ***Grabowskia*** Schlecht. . Es necesario destacar que colocando *a* ***Nolana*** dentro de las Solanaceae, llega a ser el quinto género más grande en la familia, detrás de ***Solanum*** (1000 spp.), ***Lycianthes*** (200 spp.), ***Cestrum*** (175 spp.) y ***Nicotiana*** (95 spp.) (D'Arcy, 1991)

Morfología y citología

Todos los miembros del clado ***Nolana*** pueden considerarse esencialmente herbáceos con grados de lignificación que varían del prácticamente ausente (anuales) a moderados (arbustos débiles) (Carlquist, 1987). Nosotros hemos ploteado la distribución geográfica de lignificación y encontramos que la mayor concentración de especies leñosas se encuentran en el norte de Chile (ca. 20°- 26° LS.) y la mayoría de las anuales y hierbas perennes se presentan en el sur de Perú (12°-18° LS.) (Fig. 3; Tabla 1). Los miembros del subgénero ***Alona*** son esencialmente leñosas y están confinadas a Chile, por ejemplo, ***N. rostrata*** (Fig. 4). El ***subgénero Nolana*** contiene especies de vida larga, pero esencialmente herbáceas anuales con una roseta de hojas basales, por ejemplo, ***N. rupicola*** (Fig. 5) y perennes decumbentes de amplio alcance y arbustos como en ***N. gayana*** (Fig. 6). La cantidad de humedad disponible es el principal factor que determina el tamaño y aspecto de ramificación de las especies anuales y la adicional humedad de años de El Niño permite observaciones de máximo desarrollo. En algunas especies anuales (p.ej., ***N. acuminata***, ***N. adansonii***, ***N. gracillima***), la floración puede presentarse inicialmente en la fase de desarrollo y después que la planta ha alcanzado solo unos pocos centímetros. Usualmente los tallos no están modificados y las flores solitarias ubicadas en la axila foliar. En especies del sur de Perú, existen modificaciones del talo en inflorescencias reconocibles. ***N. weissiana*** y ***N. inflata*** tienen una roseta basal de hojas y ramificaciones florales escaposas. En ***N. scaposa***, la condición es bien desarrollada y la inflorescencia es una rama modificada con brácteas florales subtendidas. Otras en el norte de Chile, tal como ***N. elegans*** y ***N. acuminata***, tienen

tallos laxos y flores solitarias. Si alcanzan la madurez con un continuo suministro de agua, algunas especies a rosetas (p.ej., ***N. rupicola***) formará un tallo central que empieza con otra roseta. El hábito en ***N. flaccida*** es completamente variable; puede comportarse como planta anual y con flores que alcanzan una altura de solo pocos centímetros, pero si el agua es ilimitada, madurará para formar un arbusto con muchas ramas, semileñoso de algunos metros de diámetro y que persiste por algunos meses.

En las Lomas de Sama, en el sur de Perú, ***Nolana pallidula*** se presenta sobre los ondulantes colinas cubiertas de neblinas. Esta dispersa flores anuales inicialmente en la secuencia de floración, y cuando los individuos se aproximan a la senescencia, las ramas se curvan hacia adentro, formando una esfera (Fig. 7). Con vientos fuertes, comunes en la región, la planta esencialmente adopta características globosas y es desplazada rodando sobre las dunas. Es probable que esta adaptación proporciona un método para la dispersión de la semilla.

La morfología foliar varía grandemente, desde limbos foliares con diferenciación de peciolos hasta formas modificadas, suculentas, teretes o esféricas. La reducción de las hojas es pronunciada en especies arbustivas de ambos subgéneros ***Alona*** y ***Nolana***. Por ejemplo en ***Nolana carnosa*** (subg. ***Alona***) y ***N. tocopillensis*** (subg. ***Nolana***) las hojas están reducidas a ca. 5 mm de longitud y 1 mm de ancho. En ***N. sedifolia*** (subg. ***Nolana***), las hojas son esféricas con ca. 1 cm de ancho y longitud, destacando como las hojas más pequeñas dentro del género. Por el contrario, las hojas basales en ***N. rupicola*** alcanzan longitudes de hasta 15 cm y casi 10 cm de ancho.

Existen diferentes tipos de tricomas foliares presentes, incluyendo aquellas ramificadas (dendríticos) o no ramificados no glandulares, tricomas glandulares y glándulas salinas. Todos estos tipos de tricomas han sido reportados previamente para otros miembros de las Solanaceae (Haegi, 1991). La cantidad de pubescencia es variada y fluctúa de esencialmente glabra (p.ej., ***N. adansonii, N. gracillima, N. thinophila***) a densamente pubescente canescente (p.ej., ***N. albescens, N. peruviana, N. incana, N. villosa***). Una de las especies con glándulas salinas, ***N. flaccida***, tiene glándulas productoras de sal que cubren las hojas siendo más efectivas en humedad condensante de atmósferas insaturadas (Mooney et al., 1980). Este tipo de condensación de la humedad se encuentra también en ***N. adansonii***, donde las hojas se observan brillantes y al tacto se palpa untuosa.

La morfología floral es relativamente uniforme en el clado ***Nolana***, pentámeras, perianto fusionado con cáliz y corola diferenciados. Los lóbulos del cáliz son iguales a subiguales en longitud y pueden estar libres apicalmente o desigualmente fusionados. Las corolas son regulares, o más comúnmente, irregulares a débilmente zigomórficas, con las modificaciones primarias en el tamaño, forma y patrones de coloración (Fig. 8). El color más común es lavándula a azul, con variaciones considerables en las bandas de color o venas coloreadas dentro de la garganta. Ambas formas pigmentadas o blancas son observadas en la mayoría de especies incluso si la frecuencia no es grande. Se han registrado corolas blancas en ***N. acuminata, N. cerrateana, N. confinis, N. gayana, N. humifusa, N. pallida, N. rupicola, N. scaposa*** y ***N. villosa.***

El androceo consta de cinco estambres fértiles con filamentos desiguales en longitud (2 cortos, 3 largos) y adnatos en la base de la corola, el polen es azul o blanco. El gineceo fijo sobre un disco hipogino (receptáculo) bien desarrollado y típicamente presenta 5 carpelos, con un estilo simple, ya sea apical como en el subgénero ***Alona*** o ginobásico como en el subgénero ***Nolana***, y un estigma capitado, húmedo. En las Solanaceae, el ovario es predominantemente 2-carpelar, pero en el clado ***Nolana*** generalmente 5-carpelar. Esta es la diferencia por la cual los investigadores han ubicado al clado ***Nolana*** en su propia familia, Nolanaceae (Bondeson, 1986; Cronquist, 1981; Johnston, 1936; Mesa, 1989; Saunders, 1936). Puede ser injustificado enfatizar esto tan solo por la estructura típica del mericarpo. Es menester destacar que ***Nicandra physalodes*** (L.) Gaertner, aunque no está estrechamente relacionado con ***Nolana***, es un indiscutido miembro de las Solanaceae, pese a presentar gineceo 5-carpelar (Huber, 1980; Hunziker, 1979).

Dos modificaciones fundamentales del ovario han definido la clasificación interna de ***Nolana*** s.l. Mientras solo unas pocas especies han sido estudiadas en detalle, se ha investigado la anatomía floral y desarrollo en miembros representativos de cada uno de los subgéneros (Armstrong, 1986; Bruno, 1994; Bondeson, 1986; Huber, 1980). En el subgénero ***Alona***, los carpelos están unidos en mericarpos 3-5-sulcados y multiseminados que están ampliamente pegados al receptáculo y unidos unos a otros lateralmente. En el subgénero ***Nolana***, los carpelos son más profundamente lobados y compuestos de 2-30, 1-7-semillas, mericarpos definidos adheridos solo al receptáculo y libres, o prácticamente libres entre uno y otro. El número, forma y escultura externa de los mericarpos son completamente variables entre las especies. Algunas tienen los carpelos fuertemente connados, como en ***N. spathulata*** (Fig. 9, A) o fuertemente divididas o invaginadas como en ***N. rupicola*** (Fig. 9, B). Aunque lo más frecuente son cinco mericarpos, estos pueden reducirse a dos o tres como en ***N. minor, N. foliosa, N. spergularioides,*** y ***N. tarapacana***, o ser más numerosa como en ***N. scaposa*** (~ 24 mericarpos), ***N. adansonii*** (15-20 mericarpos), o ***N. rupicola*** (~ 30 mericarpos). En pocas especies, ***N. baccata, N. jaffuelii, N. parviflora***, y ***N. pterocarpa***, los mericarpos son aplanados o comprimidos en forma de alas que pueden estar implicados en la dispersión de la semilla.

El recuento cromosómico reportado para el clado ***Nolana*** indica que el número básico de cromosomas es $x = 12$ con $2n = 24$ reportado a partir de las siguientes especies: ***N. galapagensis*** (Eliasson, 1970), ***N. humifusa*** (Datta, 1933, como ***N. prostrata***), ***N. paradoxa*** (Di Fulvio, 1969), y ***N. rostrata*** (Di Fulvio, 1984). El último recuento representa solo lo reportado para algunos miembros del subgénero Alona. El recuento cromosómico dentro del género en las Solanaceae relacionadas potencialmente al clado ***Nolana*** incluye ***Lycium*** L. (2n=24, 36, 48), ***Atropa*** L. (2n=50, 60, 72), y ***Hyoscyamus*** L. (2n=28, 34, 68). No se han reportado recuentos para ***Grabowskia***.

Distribución, Ecología y Ecofisiología

Las preferencias ecológicas del clado ***Nolana*** son esencialmente hábitats áridos y semiáridos distribuidos en toda la extensión de los desiertos de Atacama y del Perú. La más grande concentración de especies está en localidades cercanas al océano entre 50-600 m de

altitud y dentro de unos pocos kilómetros de la orilla de mar. El hábitat fluctúa ampliamente desde las dunas salinas de la playa (p.ej., ***N. crassulifolia, N. carnosa, N. peruviana, N. thinophila***), hasta especies continentales y/o de altiplanicie (p.ej., ***N. leptophylla, N. flaccida, N. urubambae***). Muchas de las especies chilenas (p.ej., ***N. incana, N. mollis, N. peruviana***) crecen en hábitats denominadas «aguadas» los cuales son áreas húmedas alimentadas por agua subterranea al otro lado de las quebradas secas, típicamente altamente salinas o alcalinas. Cuando la humedad disponible no es limitante, los individuos pueden alcanzar grandes proporciones con una sola planta de ***N. incana*** que alcanza más de 3 m de diámetro.

La mayor parte de las especies son altamente endémicas, con rangos geográficos pequeños, restringidos y con requerimientos ecológicos específicos (Tabla 1). ***N. galapagensis*** se registra en dunas arenosas (Fig. 10) cerca al océano en cuatro islas de la cadena de las Islas Galápagos: Santa Cruz, Santa María, Seymour, y Tortuga (Wiggins & Porter, 1971). Otras, tal como ***N. acuminata*** y ***N. paradoxa*** en Chile y ***N. humifusa, N. gayana,*** y ***N. spathulata*** de Perú, tienen una amplia distribución, presentándose dentro de algunas formaciones lomales (Tabla 1). Aún otras especies tienen distribución en amplios rangos altitudinales. Por ejemplo, hemos encontrado ***N. linearifolia*** desde casi a nivel del mar cerca de Taltal, Chile hasta sobre la quebrada Paposo (1000m) y pocos registros de más de 3000 m. Por otro lado, ***N. leptophylla*** se encontró desde 50 m en la Quebrada Bandurrias (al norte de Chile) hasta más de 1000 m sobre El Cobre.

La mayoría de especies dentro de toda la flora de los desiertos costeros están restringidas ya sea a Atacama o el Perú, al norte o sur de 18° LS. límite moderno aproximado entre Perú y Chile. A partir de un análisis de toda la flora vascular del desierto costero, solo 112 especies de un total de 1350 tienen distribuciones tanto en Perú como en Chile. De estas, 19 son considerados malezas (Matthei, 1995), existiendo un total de 93 especies que cruzan el límite de 18° LS. Existe casi una ausencia de intercambio sobre la barrera hiperárida entre 18° LS. y 20° LS. (Rundel et al., 1991). En ***Nolana*** solo tres especies, ***N. adansonii, N. lycioides*** y ***N. jaffuelii,*** cruzan los 18° LS.

La distribución geográfica de varias especies de ***Nolana*** se superponen dentro del mismo rango geográfico pero ocupan nichos ecológicos diferentes. Sin embargo, en algunas localizaciones, la simpatría es inmediata y extensiva. En la región llamada Las Lomitas en el Parque Nacional Pan de Azúcar (norte de Chile), hemos encontrado hasta diez especies bien marcadas *de* ***Nolana*** que crecen muy próximos entre sí (Rundel et al., 1996). En el norte de Perú, ***N. humifusa*** y ***N. gayana*** son simpátricas en todo su rango de distribución y se cree que ellas pueden hibridizarse en algunas localizaciones (Ferreyra, 1961, p. 15). En el Sur del Perú, hemos observado combinaciones de especies que cohabitan en varias formaciones de *lomas*. En las Lomas de Jahuay, hemos observado que ***N. spathulata*** y ***N. tomentella*** crecen simpátricamente, y más al sur, ***N. thinophila*** y ***N. plicata*** cohabitan grandes áreas. En estaciones cerca de Chala, grandes áreas son dominadas por ***N. adansonii, N. coronata,*** y ***N. thinophila*** creciendo en completa simpatría. En ninguna de estas localidades hemos observado evidencias de hibridización.

Frecuentemente las especies de ***Nolana*** son miembros importantes de sus respectivas comunidades y por lo general son dominantes, ocurriendo ello con gran frecuencia. Durante

los años de El Niño de 1982/83, 1987/88, y 1997/98, se pudo observar que varias especies de ***Nolana*** produjeron enormes poblaciones. Por ejemplo en 1998, en las diversas lomas cercanas al mar en varias localidades al norte de Perú (p.ej., Cerro Cabezón, Cerro Campana, Virú) comprobamos que el 100% estuvieron cubiertos por ***N. humifusa*** tal vez 50-100 hectáreas. Bajo estas condiciones la producción de semillas de las especies anuales es impresionante, permitiendo el reaprovisionamiento de los bancos de semillas para estas especies en las formaciones lomales (Ohga, 1991, 1992). En el sur del Perú en 1998, la vegetación cubrió al menos el 50%, pero la especie dominante, medida por los individuos o aquellos de mayor tamaño, fueron ***Nolana spathulata, N. plicata, N. aticoana,*** y ***N. thinophila***. En algunas localidades, las especies de ***Nolana*** son las únicas presentes, por ejemplo, ***Nolana pallida*** es la única planta con flores que crece en las inhóspitas dunas arenosas al norte de Chala, al sur de Perú. Por otro lado, ***Nolana thinophila*** es una de las pocas plantas que crecen cerca de Mejía (costa de Arequipa) en arena pura y muy próximos al océano.

Muchas plantas que evolucionan en condiciones áridas (p.ej., ***Tillandsia***, Bromeliaceae) han desarrollado alternativas a la convencional vía fotosintética C_3, incluyendo C_4 y CAM (Ehleringer et al., 1997; Rundel & Dillon, 1998). Dado que las especies de ***Nolana*** son frecuentemente suculentas y distribuidas en hábitats salinos y/o hiperáridos, en algunas especies se ha investigado el aparato fotosintético (Ehleringer et al., 1998; Tago, 1999). Las plantas CAM y C_4 pueden ser detectados por sus proporciones relativas de los isótopos $^{13}C/^{12}C$, expresado como valores $d^{13}C$ para estimar los valores de discriminación del isótopo de carbono (Farquhar et al., 1989). Tago (1999) para varias especies chilenas incluyendo ***N. elegans, N. acuminata, N. stenophylla, N. glauca, N. albescens, N. crassulifolia, N. mollis, N. flaccida, N. leptophylla, N. peruviana, N. divaricata, N. carnosa***, y ***N. rostrata***. reporta valores mayores que -24‰. Estos resultados no son evidencias concluyentes de CAM y Ehleringer et al. (1998) consideraron valores de -19.8‰ como consistente con fotosíntesis C_3. Las especies de ***Nolana*** analizadas hasta aquí sugieren que estas tienen una alta eficiencia en el uso de agua y continuamos relalizando estudios para conocer son realmente CAM. No se han reportado previamente plantas C_4 ni CAM para las Solanaceae (Smith & Winter, 1996).

Sistemática molecular

En un esfuerzo de determinar las relaciones filogenéticas dentro de las Solanaceae, Olmstead & Palmer (1992) investigaron 42 especies (representantes de 12 de las 14 tribus reconocidas) por mapeo del sitio de restricción de DNA cloroplastos, utilizando como outgroup a las Convolvulaceae. ***Nolana spathulata*** (voucher: *Dillon 3767*, F) fue incluido en el análisis, y el árbol de DNAcp ubicó a ***Nolana*** dentro de las Solanoideae en un clado con ***Lycium*** L. y ***Grabowskia*** (Lycieae), como parte de un clado más grande que incluía ***Atropa*** L. y ***Hyoscyamus*** L. (Hyoscyameae). Ellos concluyeron que el origen, o al menos mucha de las diversificaciones iniciales de las Solanaceae, parecen haber seguido a la separación de Gondwana y la desaparición de conexiones de tierra entre los continentes del Hemisferio Sur hace aproximadamente 50 millones de años.

La relación del Clado ***Nolana*** dentro de las Solanaceae requiere posteriores estudios (Olmstead & Sweere, 1994), pero estudios preliminares tienden a confirmar las observacio-

nes previas hechas por los taxonomistas. Tanto G. Don (1838) y Dunal (1852) han sugerido que Nolanaceae debe ser colocado dentro de Solanaceae. Miers (1849-57) estableció la conexión entre ***Grabowskia*** y ***Nolana*** y I.M. Johnston, también sugirió que ***Nolana*** comparte relaciones con **Lycium** y ***Grabowskia*** (1936, p. 4). La ubicación del clado ***Nolana*** dentro de las Solanaceae cambia fundamentalmente la diagnosis de la familia, añadiendo cinco mericarpos a los posibles tipos de frutos. Esto señala el error de asignarle excesivo peso a un carácter, por ejemplo, morfología del cárpelo. Además, conociendo las estrechas relaciones de ***Nolana*** permiten selecciones lógicas del outgroup en los análisis cladísticos (Maddison et al., 1984).

En nuestros estudios, Tago (1999) ha analizado datos de secuencia en 37 especies de ***Nolana*** s.l., incluyendo miembros de todas las categorías subgenéricas y dos especies como grupo externo ("outgroup"), ***Atropa belladonna*** L. y ***Grabowskia glauca*** Schlecht. Las especies incluidas en el análisis están indicadas con un asterisco en la Tabla 1. Las técnicas analíticas siguen procedimientos previamente diseñados (Nakazawa et al., 1997). Los detalles de este análisis se publican en otra parte y los resultados estadísticos de los mismos no se reportan en este trabajo. Los resultados preliminares presentados aquí proporcionan una base para discusiones de biogeografía y evolución de caracteres en ***Nolana s.l.***. Para estimar las relaciones filogenéticas dentro de una muestra de especies, fueron analizadas dos secuencias, la región del espaciador del transcrito interno (ITS) del DNA ribosomal nuclear 18S-26S (nrDNA) y un gen plastidial, *matK*.

Los datos de secuencia de ITS han sido usados en la reconstrucción de filogenias (Baldwin et al., 1995), pero nuestros análisis produjeron árboles de consenso estricto con resolución incompleta (Fig. 11). En la base del clado ***Nolana, N. galapagensis*** [A], endémica de las Islas Galápagos, fue el taxon hermana de los restantes del género, todas las especies continentales de Sud América. El agrupamiento de las especies continentales en un simple clado es apoyado por una frecuencia bootstrap de 76%. La estructura interna de este clado carece de resolución y forma una politomía ("peine") con solo cuatro pares de especies que soportan niveles de estricta confidencia [B] ***N. mollis*** y ***N. villosa***, [C] ***N. diffusa*** y ***N. tocopillensis***, [D] ***N. thinophila*** y ***N. cerrateana***, y un clado [E] que contiene a ***N. acuminata***, ***N. elegans***, y ***N. pterocarpa.***

El filograma resultante a partir del análisis "neighbor-joining" de la secuencia de datos ITS se ilustra en la Fig. 12. Las ramas en negrita indican valores "bootstrap" mayores de 50% en las que se proporcionan dichos valores. ***Nolana galapagensis*** está en la base del filograma y los siguientes clados están compuestos de especies del sur peruano. El primer clado contiene a ***N. spathulata, N. arenicola*** y ***N. scaposa***, con un valor de bootstrap de 51% y el siguiente ***N. inflata*** y ***N. coronata*** con el 86%. El basal para las restantes especies es ***Nolana adansonii*** apoyada por un valor bootstrap de 52%. La relación entre taxa hermanas son sugeridas para ***N. cerrateana*** y ***N. thinophila*** con un valor bootstrap de 63%. Algunas especies chilenas forman clados, por ejemplo, ***N. diffusa*** y ***N. tocopillensis*** con un bootstrap de 84%, ***N. mollis*** y ***N. villosa*** con el 81%, ***N. crassulifolia*** y ***N. ramosissima*** con 51% y ***N. pterocarpa, N. elegans,*** y ***N. acuminata*** con un valor de 90%. Un resultado un tanto inesperado fue la posición de ***N. carnosa*** y ***N. rostrata,*** los dos miembros del subgénero ***Alona***.

Estas están agrupadas dentro de un clado terminal conteniendo especies consideradas morfológicamente incongruentes (p.ej., ***N. humifusa*** y ***N. confinis***).

Datos a partir de la secuenciación *matK* son también útiles en la reconstrucción de filogenias de plantas con flores (Olmstead & Palmer, 1994). Los árboles de consenso estricto derivados de este tipo de análisis en las especies de ***Nolana*** también carecen de resolución (Fig. 11), y los resultados no son congruentes con aquellos obtenidos del análisis ITS. Específicamente, hay sustento para un clado basal [F] conteniendo ***N. acuminata***, ***N. elegans***, y ***N. pterocarpa***, un grupo también circunscrito por la secuencia de datos ITS (Fig. 11, E). Son evidentes otros dos clados peruanos, un grupo del sur de Perú [G] con ***N. inflata*** basal a la politomía de siete especies peruanas: ***N. arenicola, N. aticoana, N. cerrateana, N. confinis, N. lycioides, N. spathulata,*** y ***N. thinophila***. Otro clado [H] contiene especies del sur de Perú, ***N. coronata*** y ***N. scaposa,*** y especies del norte peruano, ***N. gayana*** y ***N. humifusa***. La posición de ***N. galapagensis*** [I] está aun sin resolver, pero no en una posición basal, como en el análisis ITS (Fig. 11, A).

En el análisis ITS, la divergencia de valores para ***N. galapagensis*** están muy próximos a los grupos externos ("outgroup taxa"). Esta especie fue tan divergente como los grupos externos, ***Atropa*** y ***Grabowskia.*** Esta gran divergencia en la secuencia ha sido hipotetizado como producto de un aislamiento de largo plazo sobre las islas. Cuando ***N. galapagensis*** fue inicialmente removido del análisis, la topología de los árboles cambió dramáticamente. Por lo tanto, se está tratando de observar la heterogeneidad de la secuencia (atracción de ramas largas) como una posible razón para estos resultados (Siddall & Whiting, 1999). Mientras controversialmente, Siddall & Whiting (1999) han sugerido que si dos ramas se atraen entre sí, la ausencia de uno de ellas permitiría que la otra se coloque en cualquier lugar en el árbol recortado. Para probar esta hipótesis, nosotros removimos ***N. galapagensis*** del análisis. Usando la secuencia de datos ITS, los árboles de consenso estricto y el de mayoría máxima (Fig. 13) sugieren otra hipótesis de las interrelaciones entre ***Nolana.*** Estos árboles colocan a ***N. carnosa*** y ***N. rostrata*** basal [A] a los restantes especies del género, y aceptamos el rango subgenérico. ***Nolana stenophylla*** fue descrito por Johnston como ***Alona***, y en este análisis, tiene una posición intermedia [A'] entre el subgénero ***Alona*** y los restantes de ***Nolana.*** Basado sobre todo en la morfología, y su posición en la politomía basal de ***Nolana,*** creemos que ***N. stenophylla*** debería ser removida del subgénero ***Alona*** y asignado a ***Nolana***.

Los otros clados derivados del análisis de parsimonia sin ***N. galapagensis*** no son significativamente diferentes de aquellas identificadas en los análisis con esta especie (Fig. 13). El árbol de consenso estricto forma una gran politomía pero no indica sustento para algunos clados. Dos clados peruanos están sustentados, el primero [B] contiene ***N. adansonii, N. coronata, N. spathulata, N. arenicola, N. scaposa,*** y el segundo [C] contiene ***N. gayana, N. aticoana, N. thinophila,*** y ***N. cerrateana***. El clado [D] contiene ***N. elegans, N. acuminata,*** y ***N. pterocarpa***, un grupo también sugerido por el resultados de ITS. El clado [E] contiene especies chilenas, con excepción de ***N. confinis*** y ***N. humifusa*** (Sur y Norte de Perú respectivamente). El clado [F] contiene las especies chilenas, ***N. mollis*** y ***N. villosa***, y el clado [G] especies chilenas, ***N. flaccida*** y ***N. lycioides***, conocidas del Sur de Perú y Norte de Chile.

Como se mencionó previamente, la principal diferencia relacionó los cambios de

posición de ***N. carnosa*** y ***N. rostrata*** (subg. ***Alona***) versus los restantes del género (subg. ***Nolana***) (Fig. 12). Además, la posición de ***N. stenophylla*** es particularmente lábil en el análisis con ***N. galapagensis*** donde se encontró basal a ***N. elegans***, ***N. acuminata,*** y ***N. pterocarpa***, pero si ***N. galapagensis*** se removió de este análisis, ***N. stenophylla*** cambia a una posición intermedia entre el subgénero ***Alona*** y los restantes del "ingroup" (subg. ***Nolana***). Muchos de los clados son idénticos en su composición, sin embargo, toda la topología es afectada. Otro ejemplo de estabilidad posicional se encontró en ***N. confinis*** y ***N. humifusa*** las cuales permanecen agrupados con ***N. aplocaryoides*** aunque el subgénero ***Alona*** (***N. carnosa*** y ***N. rostrata***) asumen una posición basal a los restantes del "ingroup."

Los resultados de los estudios moleculares han proporcionado hipótesis conflictivas de interrelaciones en ***Nolana*** s.l. Es claro que el género es monofilético y dependiente de la inclusión de ***N. galapagensis***, existiendo soporte para dos subgéneros, ***Alona*** y ***Nolana***. Un clado conteniendo ***N. acuminata, N. elegans,*** y ***N. pterocarpa***, está presente en el análisis de la secuencia de datos tanto de ITS como de *matK*.

Biogeografía y evolución de caracteres

Hay algunos enfoques empleados para probar la hipótesis de relaciones biogeográficas (Morrone & Crisci, 1995). La compilación florística y el análisis de los grados de similitud (Myers & Giller, 1998; Simpson & Todzia, 1990), y el examen de los patrones de relación entre organismos para los cuales están disponibles reconstrucciones filogenéticas putativas (Brown & Lomolino, 1998; Brundin, 1988). Nosotros hemos seguido cada una de ellas en nuestro intento de reconstruir la historia biogeográfica putativa para ***Nolana.***

Hemos examinado patrones de similaridad dentro de toda la flora de las formaciones de *lomas* (Duncan & Dillon, 1991) y encontramos que los desiertos costeros de la parte occidental de Sud América no son uniformes (Rundel et al., 1991). Galan de Mera et al. (1997), usando datos climáticos y seleccionando listas de especies de plantas endémicas, sugirieron que la costa del Perú contenía cinco sectores biogeográficos entre los 8° y 18° LS. En nuestro análisis, hemos encontrado tres segmentos florísticos primarios dentro de los desiertos costeros el cual refleja historias independientes: unidad del Norte de Perú desde 7°55' a 12° LS., la unidad del Sur de Perú desde 12° LS. a 18° LS., y una unidad al Norte de Chile desde 20° LS hasta 28° LS. El número más grande de endemismos se encuentran en el sur de Perú y un grupo separado de especies endémicas al norte de Chile. Este patrón está reflejado en el clado ***Nolana***, donde la distribución de especies por latitudes refleja el patrón en toda la flora, con tres unidades diferenciadas además de una unidad chilena central desde 28° a más 40° LS. Como se mencionó previamente, solo tres especies tienen distribuciones que superan el segmento de 18° LS. El primero de estos tres, ***N. adansonii***, agrupado con especies del sur de Perú y probablemente originados en este país. El registro chileno, una sola colección, es considerada una disyunción del Perú, donde la especie es considerablemente más común. El segundo, ***N. jaffuelii***, podría agruparse con otras especies chilenas basadas sobre todo en su morfología y probablemente es una especie chilena con un rango pequeño de extensión en el sur de Perú. El origen de la tercera especie, ***N. lycioides***, es más difícil de predecir dado que los datos *matK* agrupados con especies del sur de Perú y datos

ITS establecen conexiones con especies del norte de Chile. Su origen actualmente permanece dudoso.

El tiempo de los eventos de vicarianza pueden estimarse usando un reloj molecular. El tiempo de divergencia puede calcularse como el valor de la divergencia de la secuencia de DNA dividido por el doble de la tasa de sustitución de nucleótidos. Los valores reportados sugieren una tasa promedio para ITS calculado en 5.20×10^{-9} por sitio por año (Tago, 1999). Si esta tasa es adoptada para ***Nolana***, el tiempo de divergencia de los taxa hermana más cercanas se estiman en hace 11.6 millones de años. Además, por medio de ITS se estima que la divergencia de ***N. galapagensis*** del resto de especies de ***Nolana*** fue hace 8.1 millones de años. En comparación, la sustitución de nucleótidos en la región codificante del gen *matK* proporcionó una tasa promedio de sustitución de 4.10×10^{-10}, con el tiempo de divergencia de ***Nolana*** de sus taxa hermana más cercanas estimada en hace 11.0 millones de años. Con *matK*, el tiempo de divergencia de ***N. galapagensis*** del resto de ***Nolana*** se ha estimado en 4.0 millones de años. Usando la secuencia de datos *rbcL*, Olmstead y Palmer (1992) estimaron el origen, o al menos la diversificación inicial de las Solanaceae en hace ca. 50 millones de años o menos y la primera aparición de ***Nolana***, se estima en hace 10.6 millones de años o menos (Olmstead & Sweere, 1994).

Prescindiendo de la secuencia de genes analizados, la primera aparición de ***Nolana*** es el Terciario inferior (Mioceno, 10.6 - 11.6 millones de años). Los datos de divergencia de ITS, sugieren que ***N. galapagensis*** alcanzaron la cadena de islas entre 4-8 millones de años. Posteriormente, debido a la evolución de caracteres en los principales miembros de ***Nolana***, creemos que ***N. galapagensis*** fue pre-adaptada a hábitats de playa antes de dispersarse a la cadena de islas. Basado en la geografía, Johnston (1936) sugirió que los parientes más cercanos de ***N. galapagensis*** fueron ***N. humifusa*** o ***N. laxa***; pero las similitudes morfológicas señaladas para las especies del norte de Chile (p.ej., ***N. sedifolia***) las cuales poseen similitudes en su hábito arbustivo, tamaño y forma de hojas, tamaño y forma de corola, y estructura de mericarpo.

Aunque el árbol de consenso estricto obtenido a partir de la secuencia de datos ITS (Fig. 11) sugieren que ***N. galapagensis*** [A] fue el primero en divergir del grupo continental, el obtenido por *matK* (Fig. 11) indica que el primer grupo en divergir fue un clado chileno [F] conteniendo ***N. acuminata, N. elegans***, y ***N. pterocarpa***. La falta de resolución en nuestro análisis no concede hasta ahora una proposición definitiva respecto al origen geográfico y relaciones interespecíficas. El árbol ITS construido, sin ***N. galapagensis*** (Fig. 14), señalan a Chile como el origen geográfico del género. Además, todas las variaciones morfológicas confirman esta proposición. El aislamiento entre las especies a ambos lados de los 18° LS. es reforzado por el hecho que nunca encontramos suficiente soporte para clados combinando especies de estas dos áreas, con las excepciones mencionadas anteriormente. No podemos estimar aun el tiempo de divergencia de los clados peruanos y chilenos.

Los grupos de especies obtenidos por la secuencia de datos ITS y *matK* nos dan una visión acerca de las interrelaciones de las especies. Un clado sugerido por ITS y *matK* contiene a ***Nolana acuminata, N. elegans*** y ***N. pterocarpa***. Estas especies comparten un conjunto de caracteres morfológicos así como superposición de su distribución geográfica. A

este grupo puede añadirse especies morfológicamente similares como: ***N. baccata, N. jaffuelii, N. paradoxa, N. parviflora,*** y ***N. rupicola***. Los resultados de ITS reflejan también similitudes morfológicas entre otros pares de especies chilenas, ***N. mollis*** y ***N. villosa,*** y ***N. diffusa*** y ***N. tocopillensis.***

Los resultados de *matK* señalan que las especies peruanas están más estrechamente relacionadas entre sí que estas con cualquier especie chilena. ***Nolana inflata*** es basal a un clado dudoso el cual incluye ***N. arenicola, N. aticoana, N. cerrateana, N. confinis, N. lycioides, N. spathulata,*** y ***N. thinophila***. Todas estas especies están distribuidas en el sur de Perú y morfológicamente son variables. Un segundo clado contiene tanto especies del sur, ***N. coronata*** y ***N. scaposa,*** así como ***N. gayana*** y ***N. humifusa*** del norte peruano.

Como nosotros examinamos la distribución de varios caracteres morfológicos en razón a la hipótesis de relación filogenética, es obvio que muchos de los caracteres usados en clasificaciones previas de ***Nolana*** son altamente homoplásicas. La distribución de las formas de vida en ***Nolana*** sugieren un desarrollo independiente de las especies anuales, hierbas perennes y arbustos tanto en Perú como en Chile. La distribución de tipos de hojas, laminar o linear, también señalan desarrollo independiente en varios clados en ambos países. Mientras algunas especies de ***Nolana*** son glabras, por ejemplo, ***N. arenicola, N. coronata, N. glauca, N. humifusa, N. pterocarpa,*** y ***N. thinophila***; otras tienen varios tipos de tricomas que se co-presentan en clados apoyados por altas frecuencias del bootstrap. Finalmente, el número de mericarpos parece ser variable dentro de las especies de Perú y Chile y no un carácter confiable para la diagnosis de grupos.

Conclusiones

La vegetación costera de Perú y Chile es diversa, altamente endémica, y con múltiples orígenes. En esta extensión reconocemos tres regiones fitogeográficas definidas por la distribución de la flora en general lo cual es reflejada también en la distribución de ***Nolana*** endémicas. El sector del Norte desde 7°55'-12° LS., Sector Central de 12° a 18° LS. y el Sector del Sur entre 18°-28° LS.

De los muchos géneros propuestos dentro del clado ***Nolana***, nuestros datos preliminares de ITS y *matK* apoyan el reconocimiento de tres subgéneros o secciones, ***Nolana, Alona*** Lindl., y tal vez ***Sorema*** Lindl. Adicionalmente, nuestros estudios apoyan el reconocimiento de ca. 83 especies: 40 especies de Perú, 39 especies de Chile, 3 especies distribuidas en Perú y Chile, y una especie en las Islas Galápagos.

Los árboles filogenéticos reconstruidos con la secuencia de genes de ITS, *matK* y *rbcL* apoyan que ***Nolana*** divergió de sus ancestros más cercanos en las Solanaceae hace aproximadamente 11.0 -11.6 millones de años (Mioceno intermedio), antes de los eventos glaciales del Pleistoceno y el establecimiento de los ciclos de El Niño. Los datos ITS y *matK* señalan que ***Nolana galapagensis*** fue aislada hace 4-6 millones de años. Los grupos de las especies se han diferenciado independientemente en Perú y Chile existiendo total evidencia en señalar a este último país como el lugar de origen del clado ***Nolana***.

Los caracteres morfológicos, incluyendo hábito, morfología foliar y floral, tipos de tricomas han evolucionado en paralelo a ambos lados de los 18° LS. y reflejan historias independientes para estos dos grupos de especies. Los factores considerados más importantes en moldear la evolución y distribución de las especies de ***Nolana*** incluyen ciclos climáticos cortos (eventos ENSO) y cambios climáticos de largo plazo asociados con los ciclos glaciales.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los organizadores del VII Congreso Nacional de Botánica por darnos la oportunidad de participar (Cajamarca, Perú, 25-30 de mayo de 1998) y especialmente al Dr. Isidoro Sánchez Vega, Presidente de la Comisión organizadora.

Agradecemos formalmente la enorme contribución del Dr. Ramón Ferreyra, quien junto con su amigo Dr. Ivan M. Johnston, proporcionaron los fondos para nuestros estudios en ***Nolana***. El Dr. Ferreyra ha colectado en las formaciones de ***lomas*** por más de 45 años y nuestro conocimiento actual de la flora peruana se debe bastante a sus colecciones y observaciones.

Agradecemos a los curadores y directores de las colecciones por facilitarnos el acceso al material de herbario (BM, CONC, CUZ, F, FI, GH, HAO, HUT, K, SGO, US, UC, USM). Los estudios de campo fueron aportados, en parte, por los grants otorgados a Michael O. Dillon del National Geographic Society, National Science Foundation (BSR-8513205, DEB-9801297) y la generosidad de Marshall and Laura de Ferreri Front. Agradecemos también a las diversas personas que nos han apoyado con sus estudios de campo y discusiones, incluyendo Guido Albiña, Magda Chanco, Elida Carrillo, Camilo Díaz, Washington Galiano, José Gómez, Percy Jiménez, Diane Dillon, Miguel y Erica Finger, Adriana Hoffmann, Segundo Leiva, Pedro Lezama, Jorge Macaya, Eduardo y Tina Martell, Clodomiro Marticorena, Aldo Mesa, Mélica Muñoz-Schick, Nobuhiko Ohga, Beatriz Palma, Roberto Perucci, Verónica Poblete, Max Quezada, Víctor Quipuscoa, Abundio Sagástegui, José Santisteban, Bernardo y Wilma Tay, Sebastián Teillier, Carmen Trujillo, Alfredo Tupayachi, Maximino Villarroel, y Mario Zapata.

Michael O. Dillon agradece las valiosas conversaciones con varios colegas, especialmente, Drs. Philip Rundel y Mikio Ono. A Fred Barrie por su ayuda en lo concerniente a la nomenclatura y sus valiosas sugerencias sobre las versiones iniciales del manuscrito. A Christine Niezgoda por la traducción Francés/Inglés del capítulo introductorio de Mesa (1981).

Miyuki Tago agradece al Dr. Daniel Crawford y el staff del Botany Department Molecular Laboratory at Ohio State University por el entrenamiento en la secuenciación e interpretación de ITS. Al Dr. Tatsuro Hirose del Hokuriku National Agricultural Experiment Station por proporcionarnos delta ^{13}C y sus sugerencias. Al Dr. Akihiro Nose, Saga University, por sus valiosas sugerencias en el diseño del proyecto.

Finalmente agradecemos a Pedro Lezama por su traducción de este manuscrito al español.

Literatura citada

Alpers, C. N., & G. H. Brimhall. 1988. Middle Miocene climatic change in the Atacama Desert, northern Chile: evidence from supergene mineralization at La Escondida. Geo. Soc. Amer. Bull. 100: 1640-1656.

Armstrong, J. E. 1986. Comparative floral anatomy of Solanaceae: a preliminary survey. Pp. 101-113. *In*: W. G. D'Arcy (ed.), Solanaceae: Biology and Systematics. Chapman and Hall, London.

Arroyo, M. K., E. Medina, & H. Ziegler. 1990. Distribution and delta C-13 values of Portulacaceae species of the high Andes in northern Chile. Botanica Acta 103: 291-295.

Baldwin, B. G., M. J. Sanderson, J. M. Porter, M. F. Wojciechowski, C. S. Campbell, & M. J. Donoghue. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. Ann. Missouri Bot. Gard. 82: 247-277.

Bentham, G. & J. D. Hooker. 1873. Genera Plantarum, 2: 879-880.

Bondeson, W. E. 1986. Gynoecial morphology and funicular germination plugs in the Nolanaceae. Nord. J. Bot. 6: 183-198.

Brown, J. H., & M. V. Lomolino. 1998. Biogeography: 2nd Edition. Sunderland, MA, Sinauer Associates.

Brundin, L. Z. 1988. Phylogenetic biogeography. Pp. 343-369. *In*: A. A. Myers & P. S. Giller (eds.), Analytical Biogeography. Chapman and Hall, New York.

Bruno, G. B. 1994. Organización y vasculatura del gineceo de *Nolana crassulifolia* y *N. rostrata* (Nolanaceae) Bol. Soc. Argent. Bot. (1-2): 51-57.

Carlquist, S. 1987. Wood anatomy of Nolanaceae. Aliso 11: 463-471.

Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of the Angiosperms. Columbia Univ. Press, New York. 1262 p.

Dahlgren, R. M. T. 1980. A revised system of classification of the Angiosperms. Bot. J. Linnean Soc. 80: 91-124.

D'Arcy, W. 1979. The classification of the Solanaceae. Pp. 3-48. *In*: J. G. Hawkes, R.N. Lester, and A.D. Skelding (eds.), The Biology and Taxonomy of the Solanaceae. Academic Press, London.

D'Arcy, W. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. Pp. 75-137. *In*: J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee, & N. Estrada (eds.), Solanaceae 3: Taxonomy - Chemistry - Evolution. Royal Botanic Garden, Richmond, U.K.

Datta, S. 1933. Embryological and cytological studies in *Nolana atriplicifolia* and *N. prostrata*. J. Indian Bot. Soc. 12: 131-152.

Di Fulvio, T. E. 1969. Embriologia de *Nolana paradoxa* (Nolanaceae). Kurtiziana 5: 39-54.

Di Fulvio, T. E. 1984. Número cromosómico de *Nolana rostrata*. Kurtiziana 17: 169.

Dillon, M. O. 1989. Origins and diversity of the lomas formations in the Atacama and Peruvian deserts of western South America. Abstr. Amer. J. Bot. 76: 212.

Dillon, M. O. 1991. A New Species of *Tillandsia* (Bromeliaceae) from the Atacama Desert of Northern Chile. Brittonia 44: 11-16.

Dillon, M. O. 1997. Lomas Formations-Peru, Pp. 519-527. *In*: S. D Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-McBryde, J. Villa-Lobos and A. C. Hamilton (eds.), Centres of Plant Diversity, A Guide and Strategy for their Conservation. WWF, Information Press, Oxford, U.K.

Dillon, M. O., & A. E. Hoffmann-J. 1997. Lomas Formations of the Atacama Desert, Northern Chile, Pp. 528-535. *In*: S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-McBryde, J. Villa-Lobos and A. C. Hamilton (eds.), Centres of Plant Diversity, A Guide and Strategy for their Conservation. WWF, Information Press, Oxford, U.K.

Dillon, M. O., & P. W. Rundel. 1990. The botanical response of the Atacama and Peruvian Desert flora to the 1982-83 El Niño event. Pp. 487-504. *In*: Glynn, P.W. (ed.) Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation. Elsevier, New York.

Don, G. 1838. Solanaceae. *In: A general history of the dichlamydeous plants* 4: 397-488.

Dumortier, B. C. 1829. Analyse des familles des plantes 24. Tournay.

Dunal, M. F. 1852. Solanaceae. *In:* A.P. de Candolle (ed.) Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis 13(1): 8-21.

Duncan, T., & M. O. Dillon. 1991. Numerical analysis of the floristic relationships of the lomas of Peru and Chile. Abstr. Amer. J. Bot. 78: 183.

Eliasson, U. H. 1970. Studies in Galápagos Plants IX, New Taxonomic and Distributional Records. Botaniska Notiser 123: 346-357.

Ehleringer, J. R., T.E. Cerling, & K.T. Helliker. 1997. C_4 photosynthesis, atmospheric CO_2 and climate. Oecologia 112: 285-299.

Ehleringer, J. R., P. W. Rundel, B. Palma, & H. A. Mooney. 1998. Carbon isotope ratios of Atacama Desert plants reflect hyperaridity of region in northern Chile. Revista Chilena de Historia Natural 71: 79-86.

Farquhar, G. D., J. R. Ehleringer, & K. T. Hubick. 1989. Carbon isotope discrimination and phytosynthesis. Annual Review Plant Physiology and Molecular Biology 40: 503-537.

Ferreyra, R. 1953. Comunidades de vegetales de algunas lomas costaneras del Perú. Estac. Exp. Agrícola "La Molina," Bol. 53: 1-88.

Ferreyra, R. 1955. Nuevas especies de *Nolana* del Perú. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado" 10: 1-15.

Ferreyra, R. 1961. Revisión de las especies peruanas del género *Nolana*. Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado" 12: 1-53.

Ferreyra, R. 1974. Una nueva especie de *Nolana* para el Perú. Bol. Soc. Peruana Bot. 7(1-2): 3-5.

Fontuge, M., P. Usselmann, D. Lavallée, M. Julien, & C. Hatté. 1999. El Niño variability in the coastal desert of southern Peru during the Mid-Holocene. Quaternary Research 52: 171-179.

Galan de Mera, A., J.A. Vicente O., J. A. Lucas G., & A. Probanza L. 1997. Phytogeographical sectoring of the Peruvian coast. Global Ecology & Biogeography Letters 6: 349-367.

Gaudichaud, C. 1841-52. Botanique du voyage autour du monde sur la corvette "La Bonite". Atlas, pl. 8, 28, 33 101-113. Paris.

Gouan, A. 1762. Hortus Regius Monspelliensis, 106 (March-June). Lyon.

Haegi, L. A. R. 1991. Trichomes of Solanaceae Tribe Anthocercideae. Pp. 181-195. *In*: J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee, and N. Estrada (eds.), Solanaceae 3: Taxonomy - Chemistry - Evolution. Royal Botanic Garden, Richmond, U.K.

Huber, K. A. 1980. Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Unterschungen an Blüten und Blütenständen von Solanaceen und von *Nolana paradox* Lindl. (Nolanaceae). Pp. 1-252, fig. 0-696. Dissertationes botanicae FL-9490 Cramer, Vaduz.

Hughen, K. A., D. P. Schrag, S. B. Jacobsen, & W. Hantoro. 1999. El Niño during the last interglacial period recorded by a fossil coral from Indonesia. Geophysical Research Letters 26(20): 3129.

Hunziker, A. T. 1979. South American Solanaceae: a synoptic survey. Pp. 49-85. *In*: J. G. Hawkes, R. N. Lester & A.D. Skelding (eds.), The Biology and Taxonomy of the Solanaceae, Academic Press, London and New York.

Johnston, I. M. 1929. Papers on the flora of northern Chile. Contrib. Gray Herb. 4(85): 1-180.

Johnston, I. M. 1931. Vascular Flora of the guano Islands of Peru. Contrib. Gray Herb. 95: 26-35.

Johnston, I. M. 1936. A study of the Nolanaceae. Contr. Gray Herb. 112: 1-83.

Lindley, J. 1844. *Alona coelestis*. Bot. Reg. 30, (ns) 7: pl. 46.

Linnaeus f., C. 1762. Decas prima (et secunda) plantarum rariorum horti Upsaliensis 1: 3. Stockholm.

Maddison, W.P., M.D. Donoghue, & D.R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. Syst. Zool. 33: 83-103.

Marticorena, C., & M. Quezada. 1974. Dos especies de *Nolana* (Nolanaceae) nuevas para Chile Bol. Soc. Biol. Concepción 48: 91-97.

Matthei J., O. 1995. Manual de las Malezas que crecen en Chile. Pp. 545.

Mesa M., A. 1981. Nolanaceae. Flora Neotropica 26: 1-197.

Mesa M., A. 1986. The classification of the Nolanaceae. Pp. 86-90. *In:* W. G. D'Arcy (ed.), Solanaceae: Biology and Systematics. Columbia University Press, New York.

Mesa M., A. 1997. Nolanaceae de Distribución Chileno-Peruana: su status taxonómico. Bol Mus. Nac. Hist. Nat. Chile. 46: 23-32.

Mesa M., A., M. Muñoz-Schick, & R. Pinto B., 1998. Presencia de *Nolana adansonii* (Roemer y Schultes) Johnst. y *Nolana intonsa* Johnst. (Nolanaceae) en el desierto costero de Iquique, norte de Chile. Not. Men. Museo Nac. Hist. Nat. 333: 3-7.

Miers, J. 1849-1857. Illustrations of South American Plants. I: 1-183, I-IV, pl. 1-34; 1850. II: I-IV, 1-150, pl. 35-37, Appendix 1-79; 1849-1857. H. Baillière, London.

Mooney, H. A., S. L. Gulmon, J. Ehleringer & P. W. Rundel. 1980. Atmospheric water uptake by an Atacama Desert shrub. Science 209: 693-694.

Morrone, J. J., & J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to Methods. Annu. Rev. Ecol. Syst. 26: 373-401.

Myers, A. A., & P.S. Giller. 1988. Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and plant Distributions. London & New York: Chapman & Hall.

Nakazawa, M., M. Wakabayashi, M. Ono, & J. Murata. 1997. Molecular phylogenetic analysis of *Chrysosplenium* (Saxifragaceae) in Japan. Journal of Plant Research 110: 265-274.

Ohga, N., 1991. Distribution Patterns of Buried Seeds in the Herbaceous Lomas Community over the Entire Plateau on Loma Ancon in the Coastal Desert of Central Peru. Journal of Arid Land Studies 1: 41-51.

Ohga, N., 1992. Buried seed population in the herbaceous lomas on Loma Ancon in the coastal desert of central Peru. Ecological Research 7: 341-353.

Olmstead, R. G., & J. D. Palmer. 1992. A chloroplast DNA phylogeny of the Solanaceae: Subfamilial relationships and character evolution. Ann. Mo. Bot. Gard. 79: 346-360.

Olmstead, R. G., & J. D. Palmer. 1994. Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis. Amer. J. Bot. 81: 1205-1124.

Olmstead, R. G., & J. A. Sweere. 1994. Combining data in phylogenetic systematics: an empirical approach using three molecular data sets in the Solanaceae. Syst. Biol. 43: 467-481.

Philippi, R. A. 1884. Bemerkungen über *Alona rostrata* Lindl. Gartenflora 33: 39, 356, tab. 1175.

Philippi, R.A. 1895. Plantas nuevas chilenas. Annales Univ. Chile 91: 5-47.

Rodbell, D. T., G. O. Seltzer, D. M. Anderson, M. B. Abbott, D. B. Enfield, & J. H. Newman 1999. An ~15,000-year record of El Niño-driven alluviation in southwestern Ecuador. Science 283: 516-520.

Ruiz, H. & J. Pavón. 1799. Flora Peruviana et Chile. 2: 6-8, tab. 112-113. Madrid.

Rundel, P. W. & M. O. Dillon. 1998. Ecological patterns in the Bromeliaceae of the lomas formations of coastal Chile and Peru. Pl. Syst. Evol. 212: 261-278.

Rundel, P. W., M. O. Dillon, & B. Palma. 1996. The vegetation and flora of Pan de Azúcar National Park in the Atacama Desert of northern Chile. Gayana, Botanica 53: 295-315.

Rundel, P. W., M. O. Dillon, H. A. Mooney, S. L. Gulmon, & J. R. Ehleringer. 1991. The

phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian Deserts. Aliso 13(1): 1-50.

Sandweiss, D. H., K. A. Maasch, & D. G. Anderson. 1999. Transitions in the Mid-Holocene. Science 283: 499-500.

Saunders, E. R. 1936. On certain unique features of the gynoecium in Nolanaceae. New Phytol. 35: 423-431.

Siddall, M. E., & M. F. Whiting. 1999. Long-Branch Abstractions. Cladistics 15: 9-24.

Simpson, B. B., & C. A. Todzia. 1990. Patterns and process in the development of the high Andean Flora. Amer. J. Bot. 77: 1419-1432.

Smith, J. A. C., & K. Winter. 1996. Taxonomic distribution of crassulacean acid metabolism. In: Ecological Studies 114: 427-436.

Tago, M. 1999. The Evolution of *Nolana* L. (Solanaceae) at *lomas* in South America. PhD. dissertation. Tokyo Metropolitan University.

Takhtajan, A. L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). Bot. Rev. 46: 225-359.

Tallis, J. H. 1991. Plant Community History. Pp. 1-398. Chapman & Hall, London.

Thorne, R. F. 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants. Aliso 6: 57-66.

Thorne, R. F. 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. Nord. J. Bot. 3: 85-117.

Vargas C., C. 1954. Especies nuevas o críticas del Perú. Revista Univ. (Cuzco). 43(107): 151-155.

Wiggins, I. L. & D. M. Porter. 1971. Flora of the Galápagos Islands. Pp. 1-998. Stanford University Press, Stanford, California.

Tabla 1. Hábito, distribución y rango latitudinal de ***Nolana*** en Sud América. Las especies incluidas en el análisis molecular están indicados por un asterisco (*). Se indican también las especies registradas de sitios Andinos del interior y/o localidades únicas.

Especies	Hábito	Distribución	Rango Latitudinal
1 *N. acuminata**	Hierbas anuales	Antofagasta - Valparaiso	23°39'-33°00' LS
2 *N. adansonii**	Hierbas anuales erectas	Atico - Atiquipa (N. Chile)	15°48'-16°14' LS (20°12'LS)
3 *N. albescens**	Arbustos decumbentes	Aguada Grande-Huasco	26°00'-28°28' LS
4 *N. sp. 1* (inéd.)	Hierbas anuales erectas	Cerro Cabezón (endemic)	7°54' LS
5 *N. aplocaryoides**	Hierbas anuales erectas	Antofagasta - Caldera	23°39'-27°04' LS
6 *N. arenicola**	Hierbas anuales erectas	Jahuay - Tacna	15°22'-17°50' LS
7 *N. aticoana**	Hierbas perennes	Atiquipa - Atico	15°48'-16°14'LS
8 *N. baccata*	Hierbas anuales erectas	Las Bambas-Huasco	26°16'-28°28' LS
9 *N. balsamiflua*	Arbustos erectos	Pan de Azúcar-Huentelauquén	26°06'-31°39' LS
10. *N. camosa**	Arbustos erectos	N de Bahia Inglesa - Chañaral	27°04'-26°21' LS
11 *N. cerrateana**	Hierbas perennes	Camaná - Mollendo	16°35'-16°55' LS
12 *N. clivicola**	Arbustos erectos	Tocopilla - Paposo	22°05'-25°02' LS
13 *N. coelestis*	Arbustos erectos	Travesia-Socos	27°33'-30°00' LS
14 *N. confinis**	Arbustos decumbentes	Camaná - Tacna	16°35'-17°50' LS
15 *N. coronata**	Hierbas anuales	Jahuay - Atico	15°22'-16°14' LS
16 *N. sp. 2* (inéd.)	Hierbas perennes	Corongo, Ancash	8°41' LS (endémica)
17 *N. crassulifolia**	Arbustos erectos	Bahía Inglesa - La Serena	27°08'-30°00' LS
18 *N. deflexa*	Arbustos erectos	Pan de Azúcar	26°07' LS (endémica)
19 *N. sp. 3* (inéd.)	Hierbas anuales decumbentes	Playa de los Hornos	22°55' LS (endémica)
20 *N. diffusa*	Arbustos erectos	Miguel Diaz - Hueso Parado	24°36'-25°24' LS
21 *N. divaricata*	Arbusto extendido	La Chimba - Chañaral	23°32'-26°21' LS
22 *N. elegans*	Hierbas anuales procumbentes	Tocopilla a Caleta Obispito	22°05'-26°40' LS
23 *N. filifolia*	Arbustos erectos	Coquimbo-Fray Jorge	29°57'-31°39' LS
24 *N. flaccida*	Hierbas perennes	Paposo - Chañaral	25°01'-29°09' LS
25 *N. foliosa*	Hierbas perennes	Paposo - Barquito	25°01'-29°09' LS
26 *N. galapagensis*	Arbustos erectos	Islas Galápagos (4 islas)	ca. 0°00' LS (endémica)
27 *N. gayana*	Hierbas perennes	Cerro Chiputur-Atocongo	8°10'-12°08' LS
28 *N. glauca*	Arbustos erectos	Pan de Azúcar-Chañaral	26°06'-26°21' LS
29 *N. gracillima*	Hierbas anuales erectas	Moquegua - Tacna	17°45'-17°50' LS
30 *N. guentheri*	Hierbas perennes	Cachendo	17°00' LS (endémica)
31 *N. humifusa**	Hierbas anuales	Cerro Cabezón-Lurín	7°54'-13°05' LS
32 *N. incana**	Arbustos decumbentes	Paposo - Caleta Obispito	25°01'-26°40' LS
33 *N. inconspicua*	Arbustos decumbentes	Cobija-Antofagasta	22°33'-23°32' LS
34 *N. inflata**	Hierbas perennes, formando rosetas	Atiquipa-Atico	15°48'-16°14' LS
35 *N. insularis*	Hierbas perennes	Isla San Gallán	13°50' LS (endémica)
36 *N. intonsa*	Hierbas perennes	Iquique	20°13' LS (endémica)
37*N. ivaniana*	Hierbas anuales erectas	Mollendo	15°55' LS (endémica)
38*N. jaffuelii*	Hierbas anuales erectas	Tacna-Tocopilla	17°50'-22°05' LS
39*N. johnstonii*	Hierbas perennes	Ilo-Tacna	17°45'-17°48' LS

40 ***N. latipes***	Hierbas anuales	Mollendo	16°55' LS (endémica)
41 ***N. laxa***	Hierbas anuales erectas	Canta-Chosica	11°25'-11°42' LS
42 ***N. leptophylla****	Hierbas perennes erectas	Cobija - Carrizal	22°33'-27°53' LS
43 ***N. linearifolia***	Hierbas perennes	Punta Hornos-Cuesta Barriles	22°05'-25°25' LS
44 ***N. lycioides****	Hierbas perennes erectas	Sama - Tacna (N. Chile)	17°48'-17°50' LS (22°59' LS)
45 ***N. mariarosae***	Hierbas anuales erectas	Atico-Ocoña	16°14-16°30
46 ***N. minor***	Hierbas anuales erectas	La Punta (Camaná)	16°35' LS (endémica)
47 ***N. mollis****	Hierbas perennes	Paposo - Copiapó	25°01'-27°22' LS
48 ***N. sp. 4*** (inéd.)	Arbustos erectos	Quebrada La Negra, Antofagasta	23°42' LS (endémica)
49 ***N. pallida***	Hierbas perennes	Jahuay-Atico	15°22'-16°14' LS
50 ***N. pallidula***	Hierbas anuales	Camaná-Tacna	16°35'-17°50' LS
51 ***N. paradoxa***	Hierbas anuales	Cen. Chile-Chiloe	32°45'-42°40' LS
52 ***N. parviflora***	Hierbas anuales erectas	Caldera-Monte Amargo	27°04'-27°21' LS
53 ***N. pearcei***	Hierbas anuales erectas	Tacna	17°50' LS (endémica)
54 ***N. peruviana****	Arbustos decumbentes	Tocopilla - Carrizal	22°05'-27°49' LS
55 ***N. pilosa***	Hierbas perennes erectas	Mollendo-Mejía	16°55'-17°07' LS
56 ***N. platyphylla***	Hierbas anuales erectas	Moquegua	17°12' LS (endémica)
57 ***N. plicata***	Hierbas perennes	Jahuay-Atiquipa	15°22'-15°48' LS
58 ***N. polymorpha***	Hierbas perennes	San Lorenzo, Lima	12°05' (endémica)
59 ***N. pterocarpa****	Hierbas anuales	Copiapó - Carrizal	ca. 27°34' LS
60 ***N. ramosissima****	Arbustos erectos	Paposo	25°01' LS
61 ***N. rhombifolia***	Hierbas anuales erectas	Portezuelo de Chapiquiña	18°28' LS (endémica)
62 ***N. rostrata****	Arbustos erectos	Baja Inglesa - Carrizal	27°08'-27°23' LS
63 ***N. rupicola***	Hierbas perennes	Cerro Moreno-Flamenco	23°30'-26°32' LS
64 ***N. salsoloides****	Arbustos erectos	Taltal - Carrizal	25°24'-27°53' LS
65 ***N. scaposa****	Hierbas perennes, formando rosetas	Camaná	16°35' LS (endémica)
66 ***N. sedifolia****	Arbustos erectos	Cobija - Caleta Obispito	22°33'-26°40' LS
67 ***N. sessiliflora***	Hierbas anuales erectas	Sierra Esmeralda-El Chaco	25°27'-25°50' LS
68 ***N. spathulata****	Hierbas anuales erectas	Jahuay a Tacna	15°22'-17°50' LS
69 ***N. spergularioides***	Hierbas perennes erectas	Camaná	16°35' LS (endémica)
70 ***N. sphaerophylla***	Arbustos decumbentes	Q. Flamenco - El Salado	26°23'-26°34' LS
71 ***N. stenophylla****	Arbustos decumbentes	Tocopilla - Taltal	22°05'-26°02' LS
72 ***N. tarapacana***	Hierbas perennes	Pica	20°30' LS (endémica)
73 ***N. thinophila****	Hierbas anuales	Ica - Mejía	15°34'-17°07' LS
74 ***N. tocopillensis****	Arbustos decumbentes	Tocopilla - Miguel Díaz	22°05'-24°33' LS
75 ***N. tomentella***	Hierbas perennes	Jahuay	15°22' LS (endémica)
76 ***N. tovariana***	Hierbas perennes	Ocoña-Camaná	16°30'-16°35' LS
77 ***N. urubambae***	Hierbas anuales	Urubamba (Cusco)	13°17' LS (endémica)
78 ***N. villosa****	Arbustos decumbentes	Antofagasta - Caldera	23°39'-27°04' LS
79 ***N. volcanica***	Hierbas perennes decumbentes	Mollendo	16°55' LS (endémica)
80 ***N. weberbaueri***	Hierbas anuales erectas	Pampano	13°45' LS (endémica)
81 ***N. weissiana***	Hierbas perennes, formando rosetas	Cápac-Chaparra	15°49'-15°50' LS
82 ***N. werdermannii***	Hierbas perennes	Alto de Carmen	28°46' LS (endémica)
83 ***N. willeana***	Hierbas perennes	Amará (Ica)	14°42' LS (endémica)

Tabla 2. Géneros propuestos dentro del clado *Nolana*; designaciones hechas por los autores o monógrafos (Johnston, 1936)

Género	Autor y fecha de publicación	Especies reconocidas
Alibrexia	Miers, 1845	***Nolana crassulifolia, N. gayana, N. rupicola, N. sessiliflora***
Alona	Lindley, 1844	***Nolana balsamiflua, N. coelestis, N. carnosa, N. filifolia***
Aplocarya	Lindley, 1844	***Nolana divaricata***
Bargemontia	Gaudichaud, 1841	***Nolana albescens, N. aplocaryoides, N. clivicola, N. confinis, N. crassulifolia, N. deflexa, N. divaricata, N. flaccida, N. foliosa, N. glauca, N. gracillima, N. incana, N. inconspicua,N.leptophylla, N. linearifolia, N. mollis, N. peruviana, N. platyphylla, N. sedifolia, N. tarapacana, N. tocopillensis, N. villosa.***
Dolia	Lindley, 1844	***Nolana albescens, N. laxa, N. leptophylla, N. salsoloides, N. sedifolia***
Gubleria	Gaudichaud, 1851	***Nolana baccata***
Leloutrea	Gaudichaud, 1852	***Nolana aplocaryoides***
Nolana	Linnaeus, 1762	***Nolana humifusa***
Osteocarpus	Philippi, 1884	***Nolana rostrata***
Pachysolen	Philippi, 1895	***Nolana incana***
Periloba	Rafinesque, 1838	***Nolana baccata, N.galapagensis, N. insularis, N. paradoxa, N. pterocarpa***
Rayera	Gaudichaud, 1851	***Nolana rostrata***
Sorema	Lindley, 1844	***Nolana elegans, N. acuminata, N. paradoxa, N. rupicola***
Tula	Adanson, 1763	***Nolana adansonii***
Velpeaulia	Gaudichaud, 1852	***Nolana leptophylla***
Zwingera	Hofer, 1763-64	***Nolana humifusa***

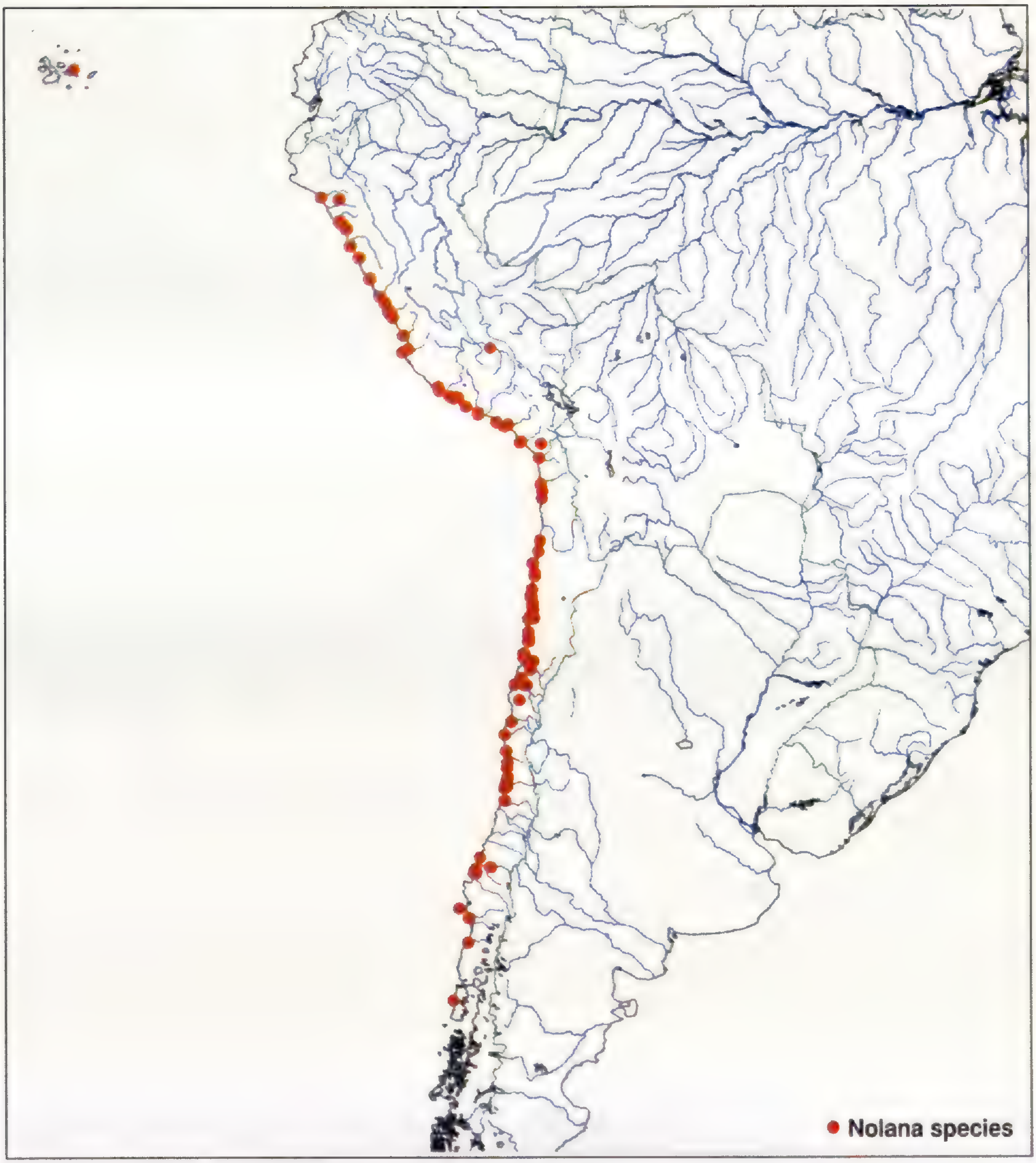


Figura 1: Distribución de ***Nolana*** en América del Sur.

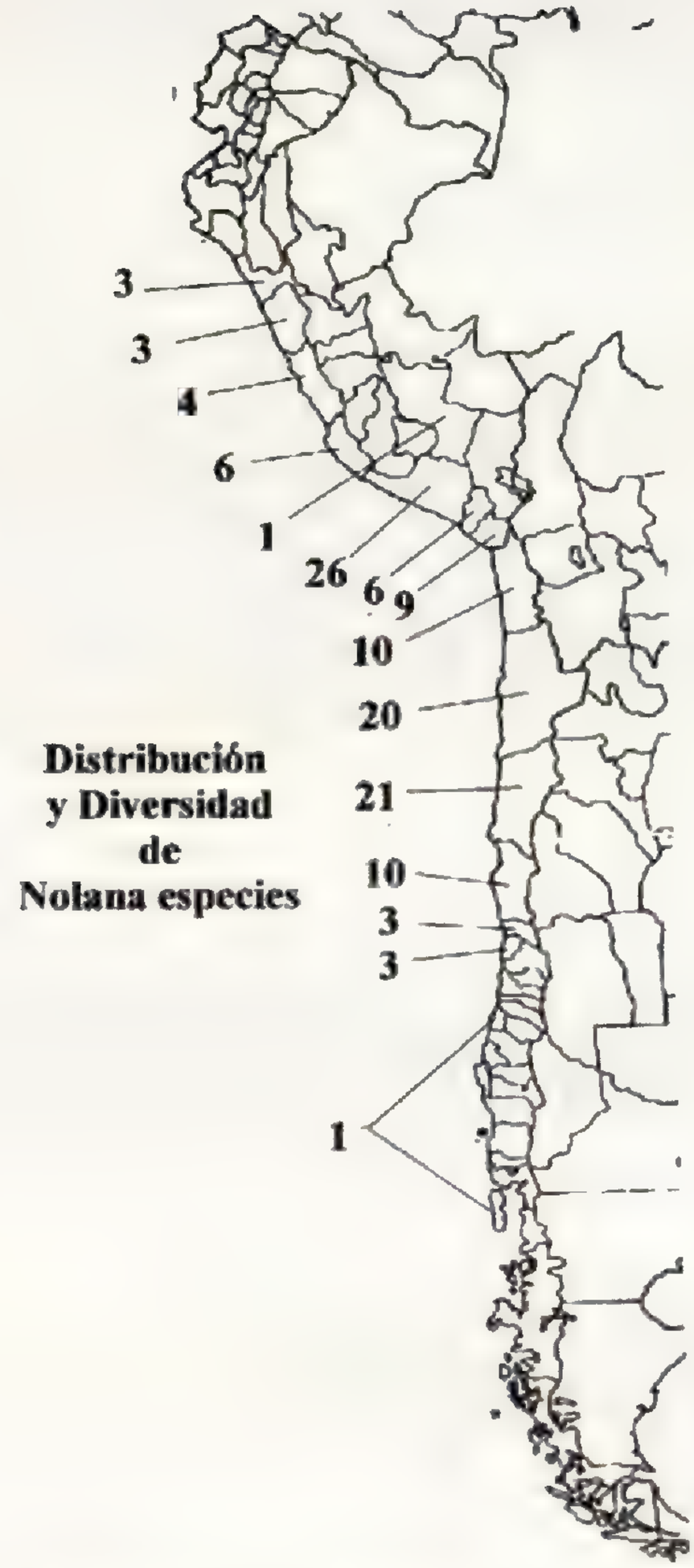


Figura 2. Distribución de la diversidad de las especies de ***Nolana*** en América del Sur.

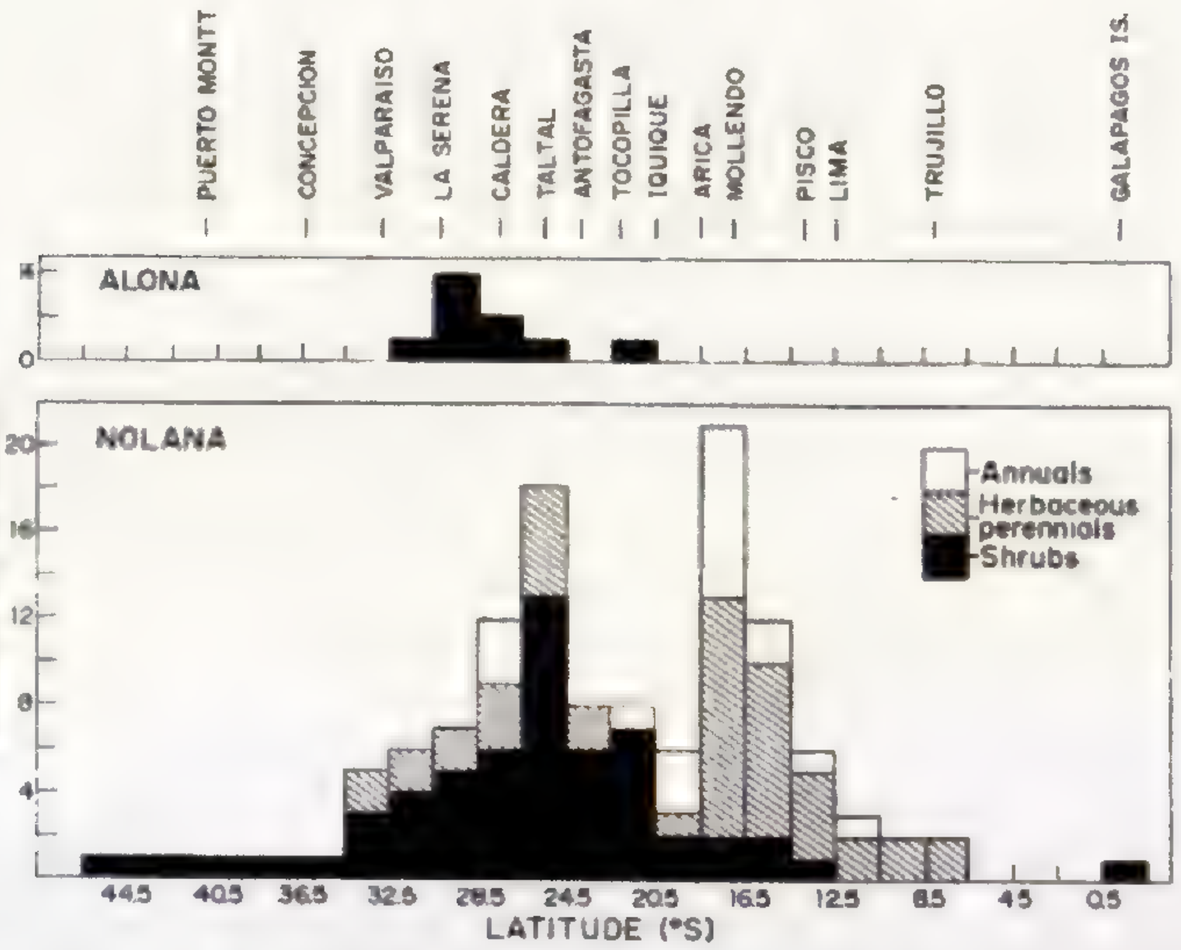


Figura 3. Distribución de los hábitos de ***Nolana*** (p.ej., anuales, perennes, arbustos) en la costa de América del Sur.

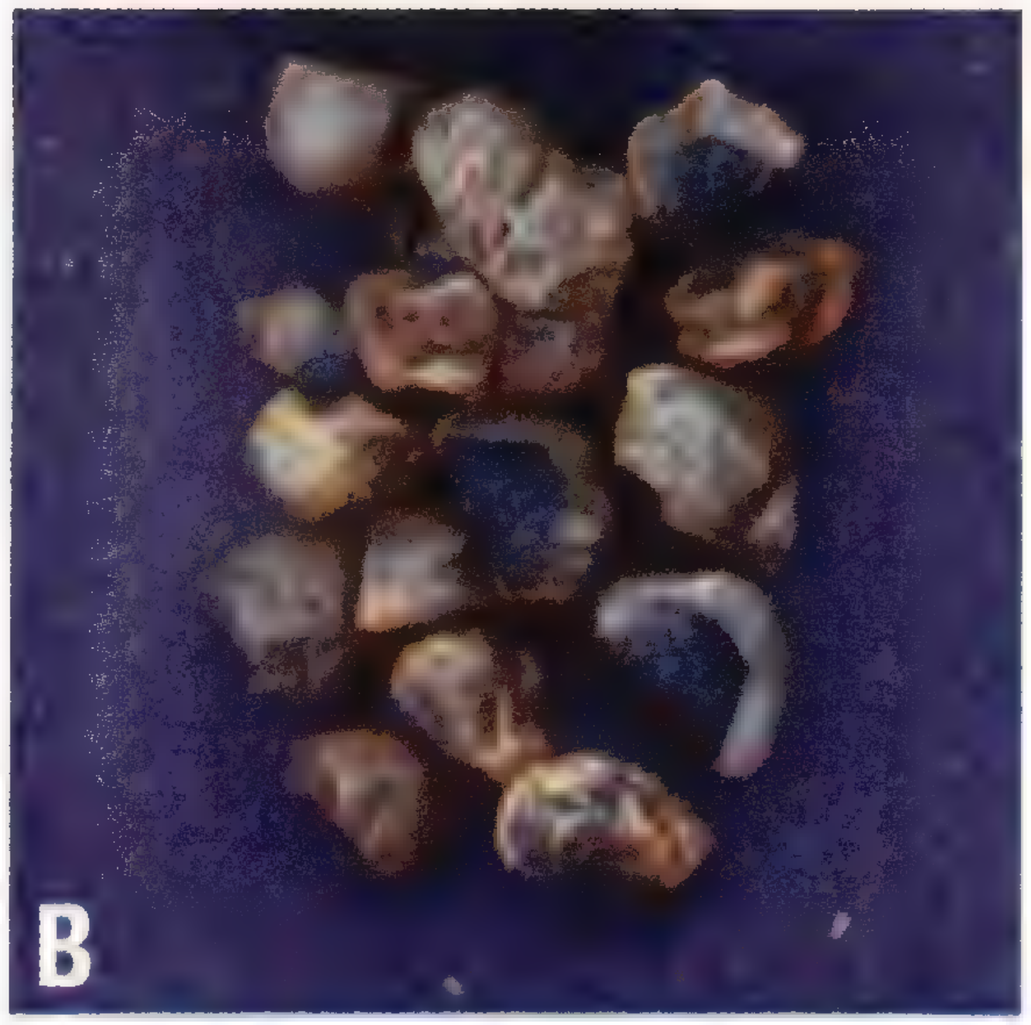
Figura 4: Nolana rostrata [Chile]

Figura 5: Nolana rupicola [Chile]

Figura 6: Nolana gayana [Perú]

Figura 7. Especimen seco de ***Nolana pallidula*** con sus ramas curvadas hacia adentro ilustrando su forma "globosa laxa". La planta es sostenida por la autora, Miyuki Tago-Nakazawa, cerca de Tacna en el sur de Perú (marzo 1998).

Figura 8. Selección de corolas de ***Nolana*** ilustrando la variación en forma y color. [A]. ***N. gayana*** (Perú), [B]. ***N. humifusa*** (Perú), [C]. ***N. adansonii*** (Perú), [D]. ***N. spathulata*** (Perú), [E]. ***N. aplocaryoides*** (Chile), [F]. ***N. stenophylla*** (Chile), [G]. ***N. rupicola*** (Chile), [H]. ***N. rostrata*** (Chile)



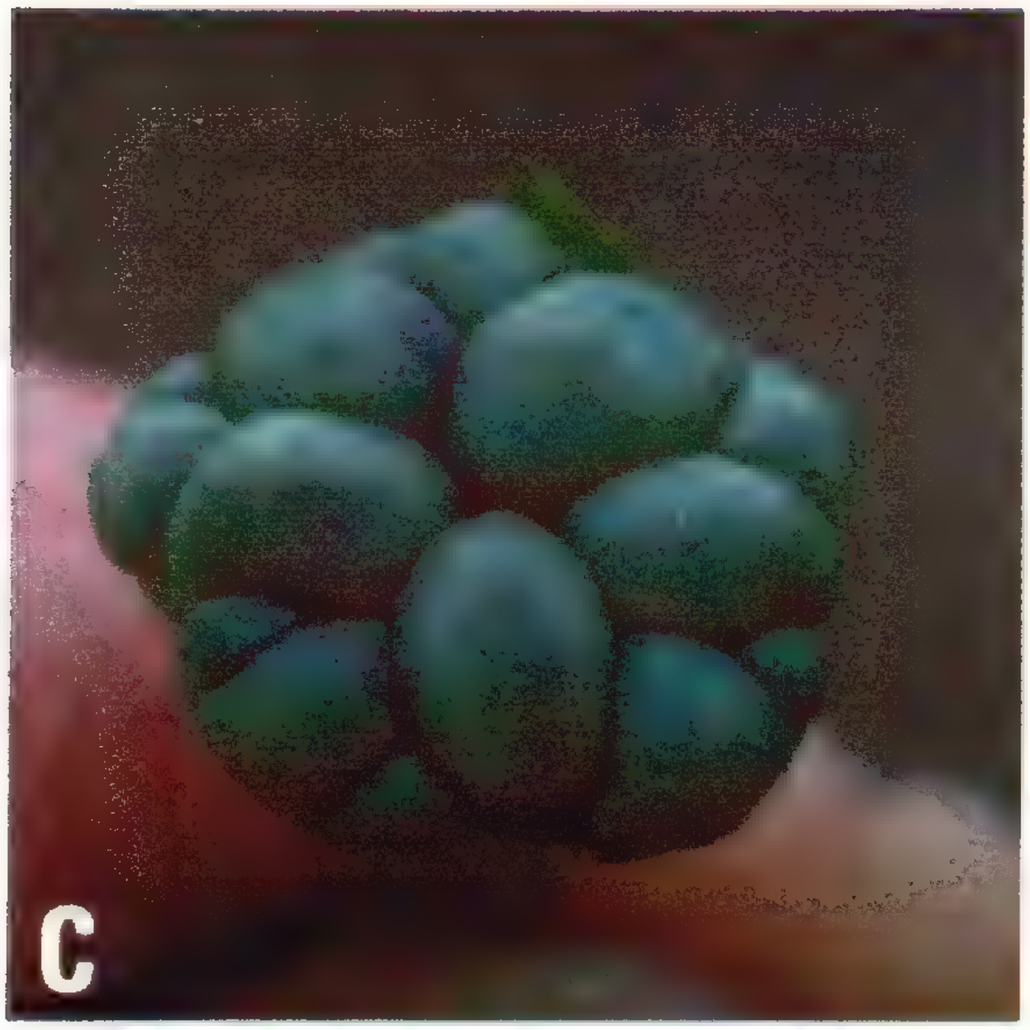
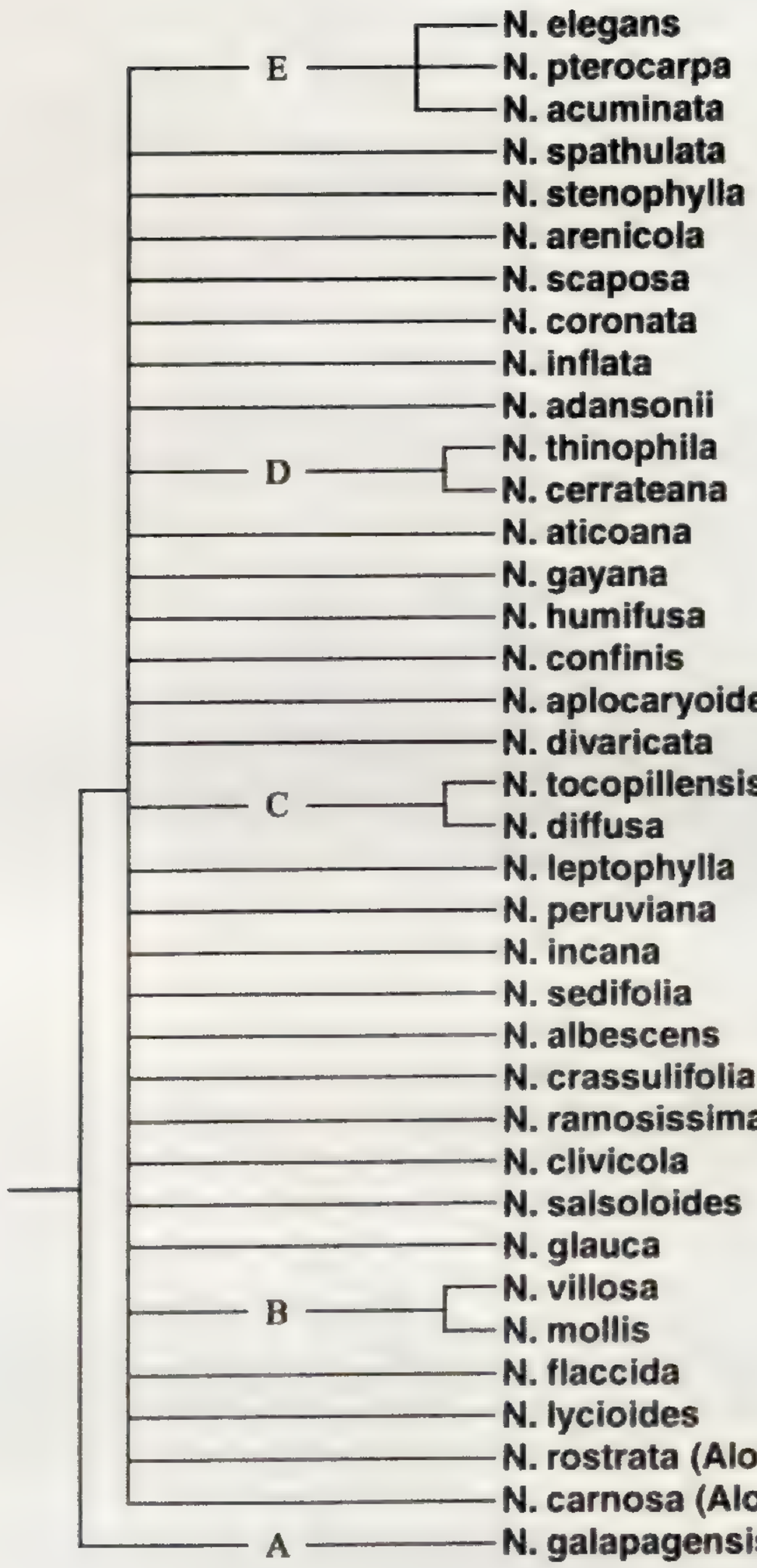
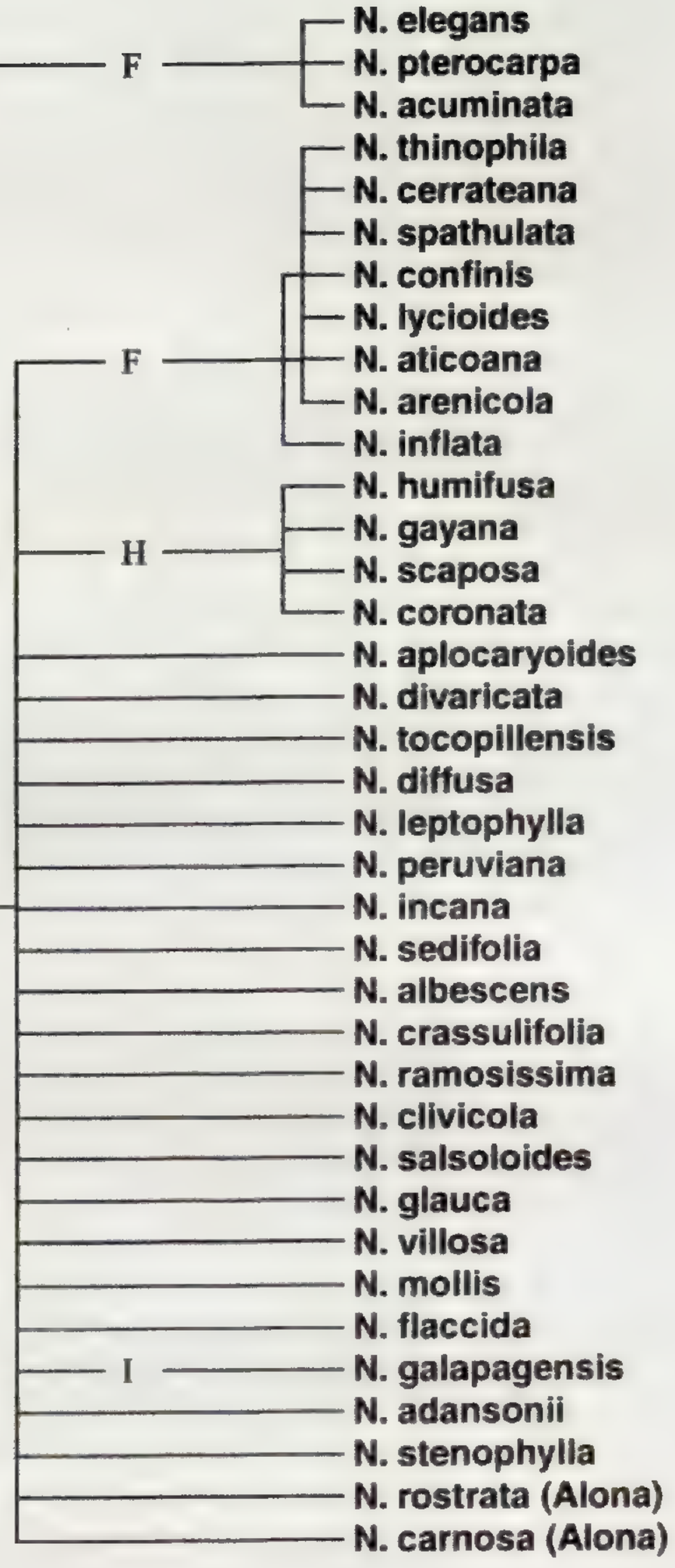


Figura 9. Mericarpos en especies de ***Nolana***. [A] ***N. spathulata*** (fresco), [B] ***N. spathulata*** (malduro), [C] ***N. elegans,*** [D] ***N. elegans*** (vista lateral), [E] ***N. rupicola,*** [F] ***N. stenophylla.***

Figura 10. Fotografía de ***Nolana galapagensis*** en un hábitat cercano al océano en las Islas Galápagos [A]. Hábito, [B] Flores.



ITS Strict Consensus



***matK* Strict Consensus**

Figura 11. Arbol de consenso estricto de un análisis de parsimonia de ***Nolana*** a partir de la secuencia de datos ITS y *matK*. Los números se refieren a los siguientes grupos de especies: ITS [A] ***N. galapagensis***, [B] ***N. mollis/N. villosa***, [C] ***N. diffusa/N. tocopillensis***, [D] ***N. thinophila/N. cerrateana***, y [E] ***N. acuminata/N. elegans/N. pterocarpa***. matK [F] ***N. acuminata/N. elegans/N. pterocarpa***, [G] ***N. inflata*** basal a ***N. arenicola/N. aticoana/N. cerrateana/N. confinis/N. lycioides/N. spathulata/N. thinophila***, [H] ***N. coronata/N. scaposa/N. gayana/N. humifusa***, [I] ***N.galapagensis***.

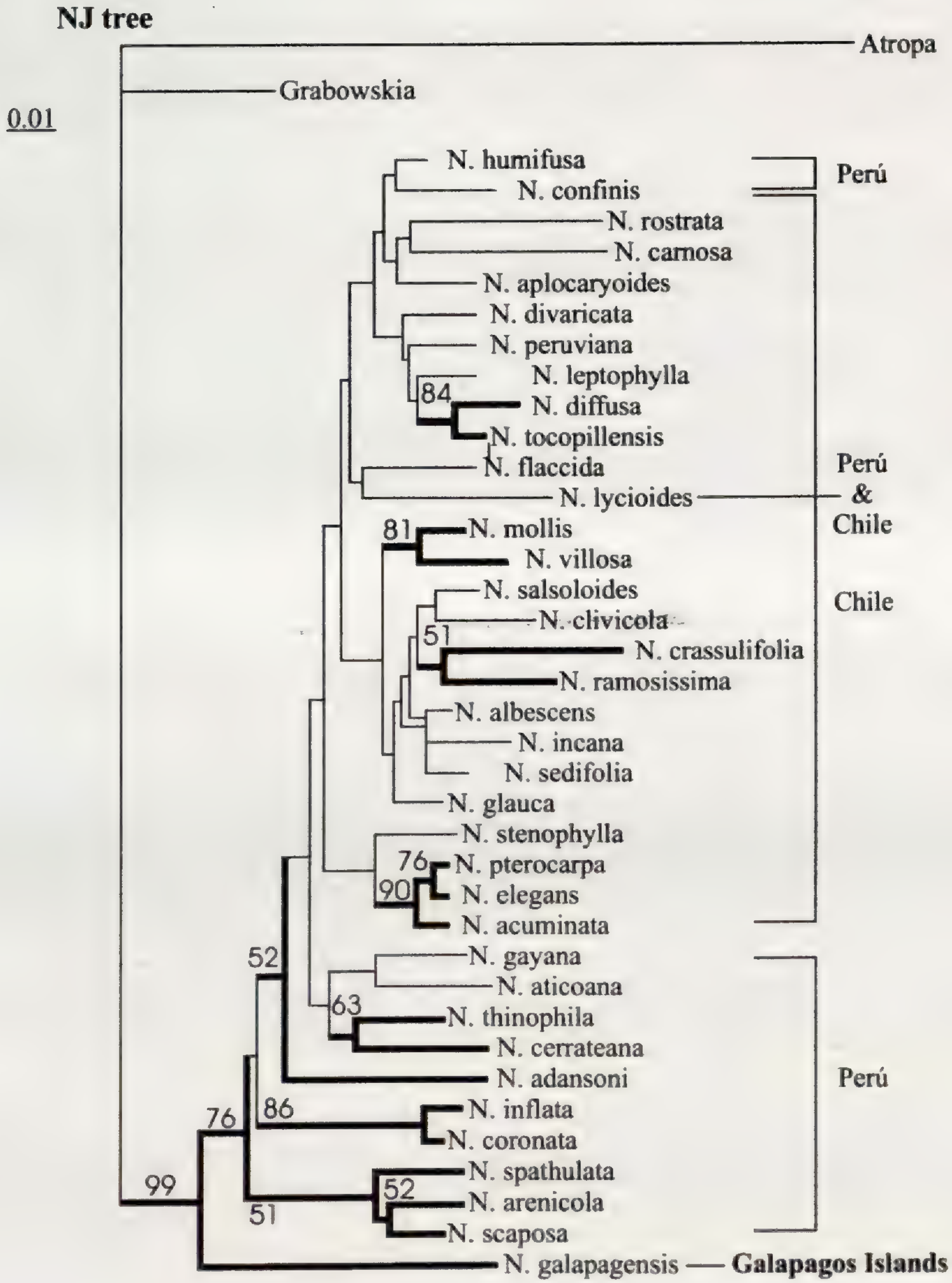
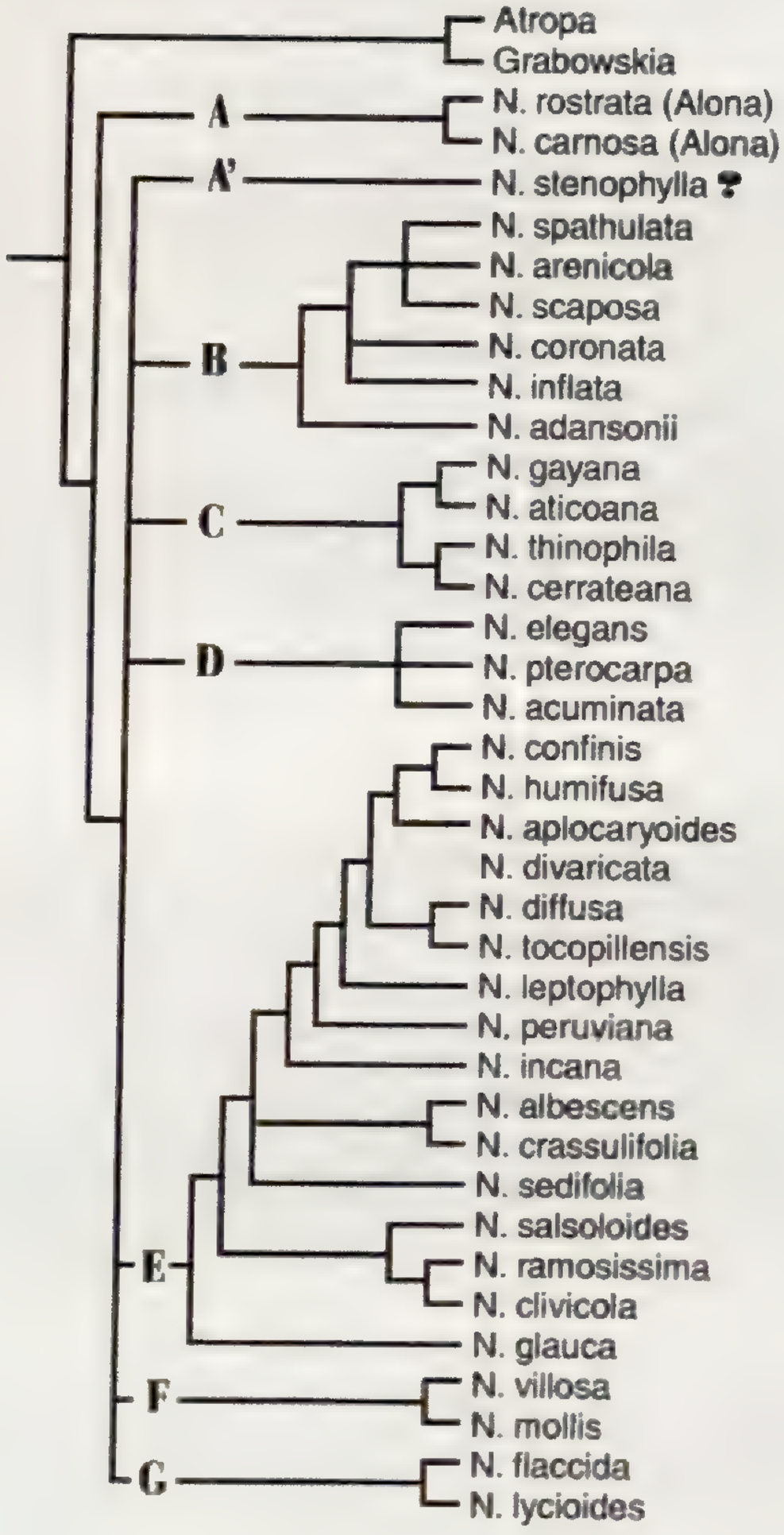
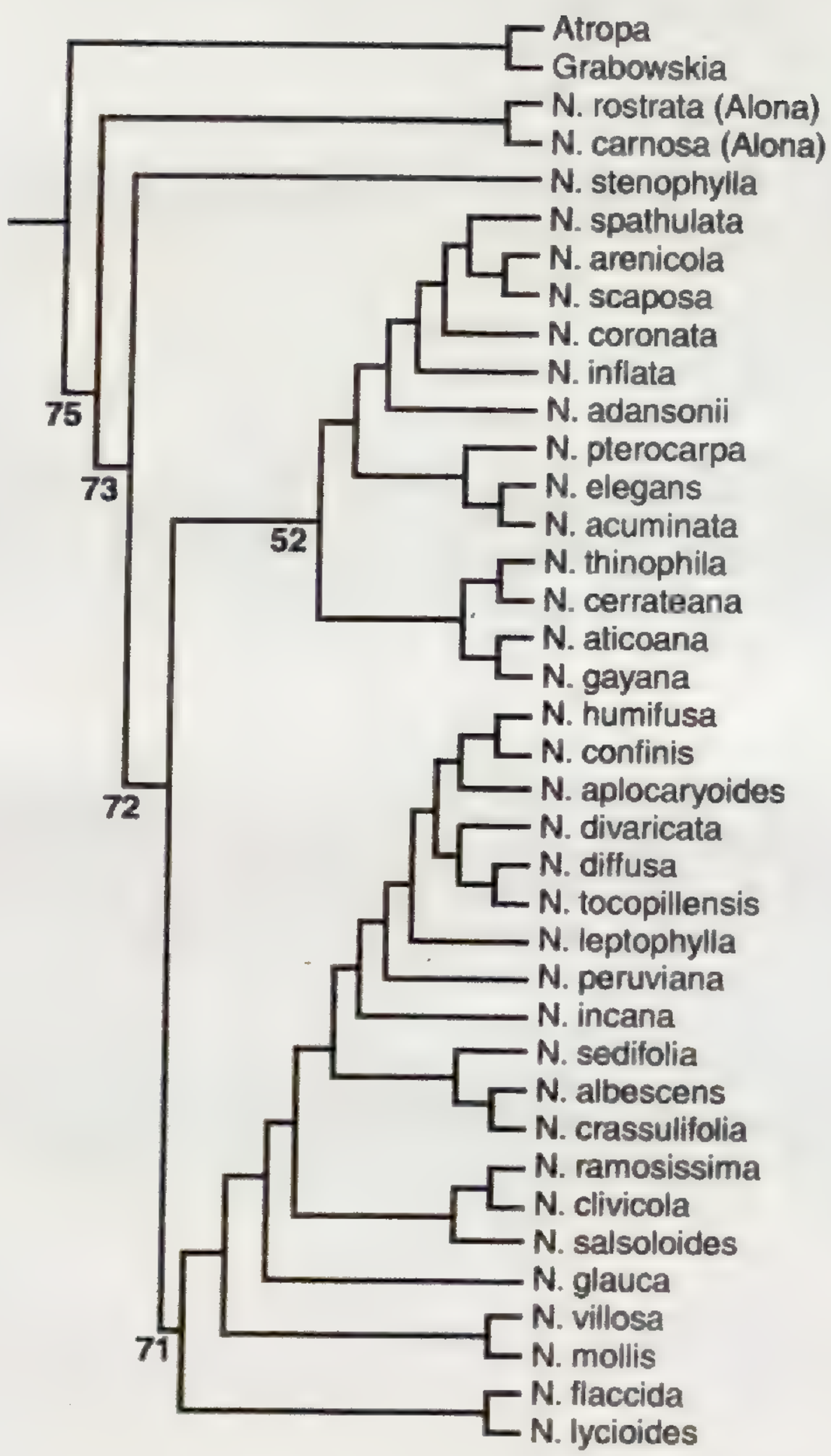


Figura 12. Filograma resultante del análisis "Neighbor-joining" de la secuencia de datos ITS. Las ramas en negrita indican valores "bootstrap" mayores de 50% y se proporcionan valores en cada nodo. Se indica también la distribución geográfica.



ITS Strict Consensus
(excluding N. galapagensis)



ITS Majority-rule (50%)
(excluding N. galapagensis)

Figura 13. Arboles de consenso estricto y "mayority rule 50%" resultado el análisis de la secuencia ITS, con exclusión de ***Nolana galapagensis*** del análisis.

● = Chile ● = Perú

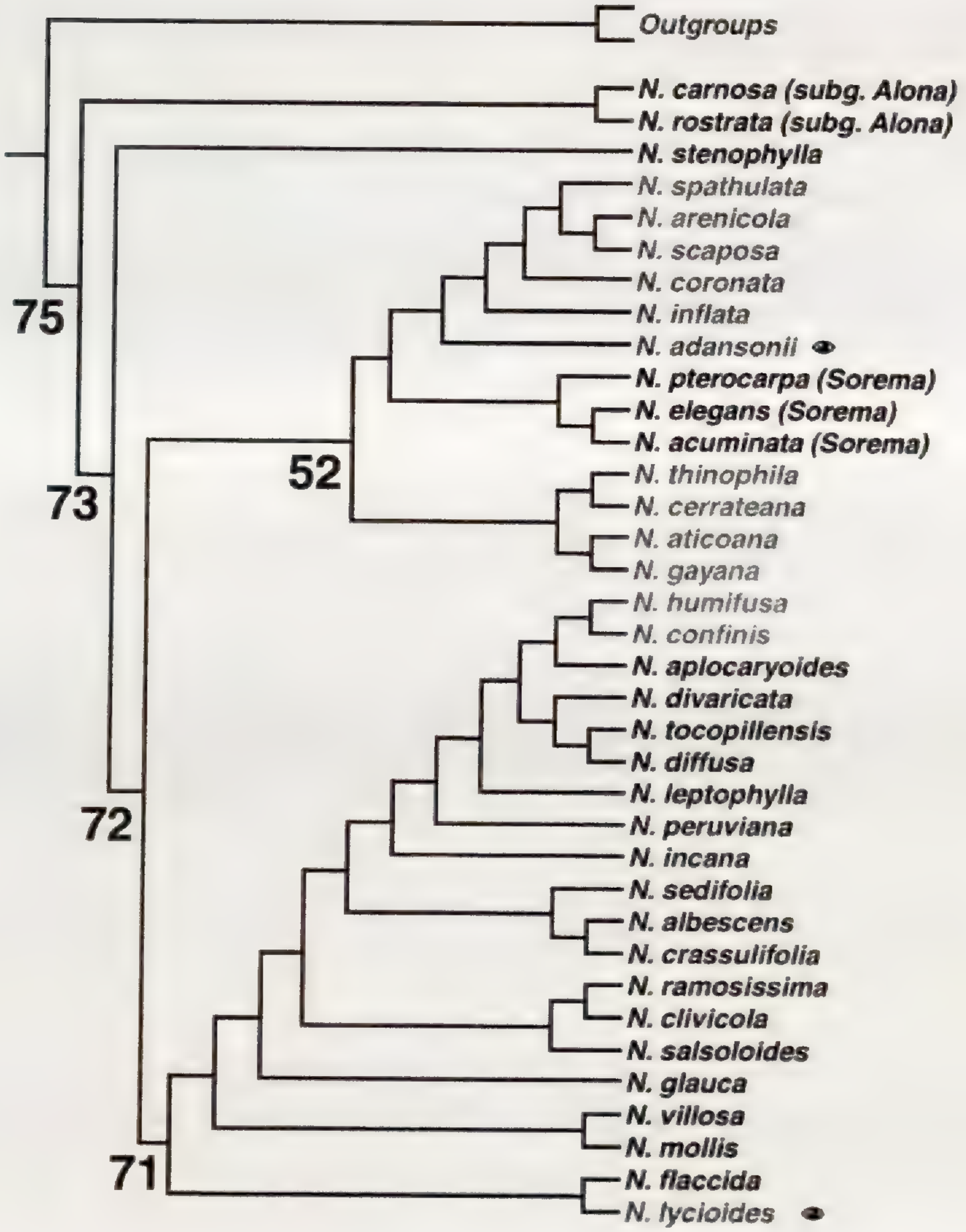


Figura 14. Distribución geográfica de las especies determinada por árbol de "majority rule 50%" de ITS, excluyendo *N.galapagensis*.

Arnaldoa
6(2): 117-140. 1999

The relationships of peruvian *Oxalis* species to cultivated oca

EVE EMSHWILLER
The Field Museum
Roosevelt Road at Lake Shore Drive
Chicago, IL 60605 - 2496 USA
tel: (312) 9229410 ext. 409
fax: (312) 427-2530
e-mail:emshwiller@fmnh.org

Abstract

As part of an investigation of the origins of domestication and polyploidy in oca (***Oxalis tuberosa*** Molina) wild species of Oxalis were collected in the Andean highlands and cloud forest region of the eastern slopes in the Peruvian departments of Amazonas, Cajamarca, Ancash, Junín, Cusco and Puno. Cladistic analyses of data from DNA sequences of two genes (chloroplast-expressed glutamine synthetase "ncpGS" and the internal transcribed spacer of nuclear ribosomal DNA "ITS") of these species and others from Bolivia confirm the close relationship of a group of these wild species with cultivated oca. This group is in agreement with cytological data in the sense that the species of the x = 8 "***Oxalis tuberosa*** alliance" described by De Azkue and Martínez in 1990 are all grouped in a single clade in each of the cladograms for both genes. However, the group includes additional species for which there are as yet no published chromosome counts. The presence of multiple ncpGS sequences in individual plants of oca indicates that oca is an allopolyploid - a hybrid of several wild species. Some wild species with tubers share some of the same ncpGS sequences as those found in cultivated oca, so these are supported as possible progenitors of the cultigen.

The morphology of this alliance of ***Oxalis*** species related to oca is contrasted with other groups of more divergent species. In Peru, these groups of ***Oxalis*** less closely related to oca include the species of the sections ***Thamnoxys*** (plants with leaves with a developed rachis, most of them small shrubs growing at low elevations), ***Ionoxalis*** (acaulescent bulbous herbs) and ***Corniculatae*** (creeping weeds, some native and others cosmopolitan). Other species have intermediate relationships with oca and its relatives – for example, a group of species related to ***O. megalorrhiza*** Jacquin. These have perennial caudices (some with thickened roots, but not true tubers) and flowers with unequal sepals, and are found in dry habitats from sea-level to 4000 m.

The wild relatives of oca and of other crops are important genetic resources for the plant breeding of the future. The conservation of the species identified in these studies as relatives of oca is important since some are endangered by deforestation.

Introduction

The tuber crop "oca," ***Oxalis tuberosa*** Molina, is well known in the central Andean region, but is little known in most other areas of the world. Although undoubtedly of Andean

origin, its wild progenitors are still unknown. Because oca is an octoploid (e.g., de Azkue and Martínez, 1990; see below), the question of its origins includes not only the identification of the wild species that was domesticated, but also the study of the origins of polyploidy. Polyploids may be derived from a single species (autopolyploids) or from hybridization of more than one progenitor species or well-differentiated population (various kinds of allopolyploids). They may have arisen only once, but it is now known that most polyploids have originated in multiple events (Soltis and Soltis, 1993). The phylogenetic relationships of oca's close relatives can provide a framework for the exploration of these questions about the origins of domestication and polyploidy in ***O. tuberosa.***

The study of the wild relatives of crops can shed light on the processes of plant domestication and crop evolution, and can also have practical applications because the wild relatives of crops are important genetic resources for plant breeding. Traits that have been introduced to crops from related wild species include increased yield, resistance to pests and diseases, and improved nutritional, culinary, and processing qualities (Tapia, 1993). The first part of this paper summarizes the findings of my dissertation research project concerning the origins of cultivated oca and its relationships with wild ***Oxalis*** species, particularly those of the central Andean region. The ***Oxalis*** species that are identified as close relatives of oca in this and other studies may have potential utility for future oca breeding efforts by Andean researchers, and so the conservation of these species is important. The second part of this paper briefly contrasts some morphological features of this group of ***Oxalis*** species with other species of ***Oxalis*** that are also common in Peru, but which are less closely related to ***O. tuberosa.***

Background: Taxonomy and cytology

The search for the origins of oca is a difficult taxonomic challenge, in part because of the large size and confused taxonomy of the genus. *Oxalis* comprises over 800 species, most of them in South America and southern Africa, with over 80 species listed for Peru alone (Macbride, 1943; Pool in Brako and Zarucchi, 1993). Overall, South American *Oxalis* species embrace by far the greatest range of morphological, ecological, and cytological characteristics. The genus was classified into 38 sections by Knuth (1930) in his monograph in Engler's ***Das Pflanzenreich***, the most recent treatment of the entire genus, but these sections are widely recognized as artificial, and so they do not provide a good guide to the close relatives of oca. Most of the subsequent work on South American ***Oxalis*** has been done by Alicia Lourteig, of the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris, but her treatment of the section that includes ***O. tuberosa*** has not yet been published. Species delimitations are problematic in many parts of ***Oxalis***, especially since some characters can only be determined from living material (Salter, 1944). The large number of conflicting determinations in herbaria and the lack of good keys to the species make identification of specimens is difficult. Phenotypic plasticity and evidence of hybridization further complicate determinations, so some of the species names used here must be considered tentative.

Cytological work by de Azkue and Martínez (1983; 1984; 1988; 1990) contributed to the discovery of more natural groupings of ***Oxalis*** species than the sections of Knuth. They

reported chromosome numbers of a group they call the "***Oxalis tuberosa*** alliance" (de Azkue and Martínez, 1990), including a dozen morphologically similar species that share a base chromosome number, $x = 8$, that is rare in ***Oxalis***. Oca was the only species they studied that bore tubers, and was octoploid with $2n = 8x = 64$ (de Azkue and Martínez, 1990). Although there are some conflicting chromosome counts reported for ***O. tuberosa*** (e.g., Talledo and Escobar, 1995; Guamán C., 1997; reviewed in Emshwiller, 1999), 64 chromosomes have also been found in well over 100 cultivated oca accessions by other cytologists (Medina H., 1994; Valladolid et al., 1994; Valladolid, 1996; Ishiki, 1997).

The "***Oxalis tuberosa*** alliance" appears to include other species in addition to those studied by de Azkue and Martínez (1990). The species included in that study were ***O. tuberosa*** Molina, ***O. herrerae*** Knuth, ***O. medicaginea*** H.B.K., ***O. mollissima*** (Rusby) Knuth, ***O. oblongiformis*** Knuth, ***O. peduncularis*** H.B.K, ***O. subintegra*** Knuth, ***O. tabaconasensis*** Knuth, *O.* sp. aff. ***villosula*** Knuth, ***O. lotoides*** H.B.K., ***O. spiralis*** R. & P. ex G. Don, and one unidentified ***Oxalis*** species. A few other species have been reported with $x = 8$: ***O. ptychoclada*** Diels (Favarger and Huynh, 1965; Huynh, 1965), ***O. melilotoides*** Zuccarini (Brücher, 1969), and ***O. nubigena*** Walpers (Diers, 1961). In addition, the inclusion of other species that as yet lack cytological data is suggested by both morphological similarities and molecular analyses (see below). As pointed out by de Azkue and Martínez (1990), the "***Oxalis tuberosa*** alliance" is incongruent with the sectional classification of Knuth (e.g., 1930; 1931; 1935; 1936), the members being found in several different sections. Most of these sections also include species with different base chromosome numbers. For example, ***Oxalis ortgiesii*** Regel, the type species of the section ***Ortgieseae*** Knuth, in which Knuth (1930) classified oca, has 14 chromosomes, or $x = 7$ (Heitz, 1927; Warburg, 1938; Marks, 1956).

Background: Molecular systematics of polyploids

In phylogenetic analyses, the methods of cladistics are used to infer the evolutionary changes that occurred to produce the differences among taxa, and thus arrive at one or more hypotheses about the phylogenetic relationships among them. Phylogenetic trees are often represented graphically by cladograms, branching diagrams that show which taxa are hypothesized to be more or less closely related (i.e., which taxa are thought to share a more recent common ancestor and which diverged longer ago).

The methods of molecular systematics can be particularly useful in studies of both polyploid origins and crop evolution (Doebley, 1992; Soltis et al., 1992). In the analysis of DNA sequence data, molecular systematists compare sequences of the same gene from several different species. In this case it is the changes among the different sequences that are inferred by cladistic methodology, and phylogenetic relationships are reconstructed among the gene sequences themselves—called the "gene tree." The question of whether or not this gene tree actually represents the relationships of the species themselves may be complicated by many factors, such as hybridization and gene duplication, among others (reviewed in Doyle, 1992). Thus the inference from gene trees to species trees, like other areas of phylogenetic analysis, is very controversial.

The situation in polyploids may be further complicated by the presence of both ***homologous*** and ***homeologous*** chromosomes and genes. In autopolyploids, derived from a single diploid species, individual plants have multiple sets of chromosomes that are all similar (Fig. 1.a). Allopolyploids, on the other hand, having originated from hybridization among different species, have chromosomes, and thus genes, that are derived from each of their diploid progenitors (Fig. 1.b). The members of a pair of chromosomes from one diploid progenitor are ***homologous***, and are usually more similar to each other than the corresponding chromosomes derived from the other progenitors, which are ***homeologous***. Of course, autopolyploidy and allopolyploidy are really the extremes of a continuum in the degree of differentiation of the chromosomes (and genes) of the parental plants (Stebbins, 1947; Grant, 1971).

In the results of cladistic analysis the sequences of an autopolyploid will usually all appear together, at a single position on the phylogenetic tree, joining the position of the sequence of the progenitor species. The sequences of an allopolyploid are usually found at different locations on the tree, joining each of the progenitor species or populations. However, there are various processes which might cause exceptions to these expectations (e.g., polymorphism in the progenitor (in the case of an autopolyploid), concerted evolution across homeologous loci, or chromosomal rearrangements after the formation of an allopolyploid (see below)).

Molecular phylogenetic investigations of the relationships of *O. tuberosa* with wild Andean *Oxalis*

Oxalis species were collected during field work first in Bolivia and subsequently in Peru in order to study the relationships of ***Oxalis tuberosa*** to its wild relatives. The members of the $x = 8$ alliance and other putative relatives of oca are most abundant in the cloud forest regions of the "ceja de selva," but also at higher elevations and drier habitats. Although most published reports assert that oca is unknown outside of cultivation and that no wild *Oxalis* are known with tubers, wild tuber-bearing ***Oxalis*** taxa exist in both Bolivia and Peru. The tubers borne by some of the populations in Bolivia have very small tubers, whereas others are larger, although still smaller than those found in cultivated material. Although the ploidy level of these plants is unknown, it is suspected that they are not octoploid, but are probably an intermediate level of polyploidy (see below). If it is confirmed that they are not conspecific with cultivated oca, then they would belong to an as yet unnamed species. The tuber-bearing populations found in Peru in the Department of Cusco are a different species, ***O. picchensis*** Knuth, which has thin, above-ground stolons and small tubers (Photo 1A).

My work with DNA sequence data focused on two gene regions: (1) the internal transcribed spacer (ITS) of nuclear ribosomal DNA, and (2) the chloroplast-expressed (but nuclear encoded) isozyme of glutamine synthetase (ncpGS). Details of materials and methodology may be found in Emshwiller and Doyle (1998 and in press), and Emshwiller (1999).

Results and discussion—ITS data

The ITS region is currently one of the most frequently used gene regions in molecular systematic studies at lower taxonomic levels in plants. The ITS comprises two non-coding regions that are found between the genes that code for ribosomal RNA. These spacer regions are less constrained than the coding regions around them, so they have more variation that can be useful to study relationships among genera and species. The ribosomal genes themselves, on the other hand, are under more evolutionary constraint and so they are more conserved in sequence and can be useful at higher taxonomic levels. The ribosomal genes exist in arrays of hundreds or even thousands of copies per genome, which are usually all identical due to the processes of concerted evolution. This similarity is an advantage in that there is an abundance of identical copies in each cell, but concerted evolution can also contribute its own problems (see below).

The sample in the ITS study included wild *Oxalis* collected in Bolivia, *Oxalis* species that were purchased as ornamentals in the United States, and accessions of cultivated oca kindly provided by the germplasm bank of PROINPA (Programa de la Investigación de la Papa, Cochabamba, Bolivia). Sampling included members of the $x = 8$ group and morphologically similar species, as well as more divergent ***Oxalis*** species. Although my Peruvian collections were made after my work with ITS, the results with Bolivian accessions are relevant to the entire $x = 8$ alliance.

Some of the morphologically divergent ***Oxalis*** species were also very divergent in ITS sequence, so much so that their sequences could not be unambiguously aligned with those of oca and the $x = 8$ alliance. This molecular dissimilarity helps to confirm that these groups of ***Oxalis*** are not close relatives of oca, although it also precludes the possibility of using these sequences in the same analysis in order to test their relationships more rigorously. The morphology of some of these divergent groups is contrasted with that of the $x = 8$ "***Oxalis tuberosa*** alliance" below.

In contrast, the ITS sequences of species that were identified as members of the $x = 8$ group all joined the same clade on the ITS tree (Fig. 2), supporting the $x = 8$ alliance as a natural (i.e., monophyletic) group. The clade also includes other species of unknown chromosome number. Thus the ITS data, in the absence of cytological data but in agreement with morphological similarities, suggest that these other species are also members of the alliance. Within this clade there is very little variation in ITS sequence, so that the relationships among the member species cannot be fully resolved using these data alone. Some groups of clearly distinct species share the identical sequence, most notably a group that includes oca and several other species (see below).

The members of Knuth's sections are scattered in various parts of the ITS tree (Fig. 2). Thus the results of analyses of ITS data are more congruent with the cytological grouping found by de Azkue and Martínez (1990) than with the sectional classification of Knuth (e.g., 1930, 1931, 1935, 1936). For instance, ***O. ortgiesii***, the type species of the section ***Ortgieseae*** into which Knuth (1930) classified oca (as noted above), not only has a different base chromosome number, $x = 7$, but it also appears on the ITS tree as less closely related to oca than several species of different sections.

The primary ITS sequence of oca is found within the $x = 8$ group, and is identical to that found in the Bolivian wild tuber-bearing populations. However, the same sequence is also shared with two other wild ***Oxalis*** species in the sample (Fig. 2), so the ITS data can not be used to identify oca's progenitors precisely. A second sequence type was observed faintly in one oca accession, also within the $x = 8$ clade, suggesting that perhaps at least two progenitors of oca might both be found within the alliance. It is possible that concerted evolution, acting across homeologous loci (as has been demonstrated in polyploid cotton by Wendel et al. (1995), might have "erased" part of the evidence of oca's origins. This is one of several possible explanations for the weak appearance of this sequence type and its absence in two of the three plants of cultivated oca sampled for ITS.

The ITS data have not only helped to show which group of ***Oxalis*** species is most likely to include oca's progenitors, but these data have also helped to distinguish other species as being unlikely to include the genome donors of oca, even in the absence of cytological information for these species. A group of cloud forest species allied to ***O. andina*** Britton and ***O. dolichopoda*** Diels, for which cytological data are as yet unavailable, form a clade on the ITS tree that is sister (most closely related) to the clade with the known $x = 8$ species. Thus these species are suggested by the ITS results to be more closely related to oca and the $x = 8$ alliance than is ***O. ortgiesii.*** However, the ITS data indicate that members of this other group were not involved with the origins of oca regardless of whether or not these species also share $x = 8$ as base chromosome number. ***Oxalis pachyrrhiza,*** whose ITS sequence was the most divergent of those that could be included in the same analyses with those of the $x = 8$ group, was confirmed as not having been involved with the origins of oca.

The ITS data, in summary, have contributed to an understanding of the relationships of the $x = 8$ "***Oxalis tuberosa*** alliance" and oca's probable origins from within that group. The sharing of the identical sequence by cultivated oca and the Bolivian wild tuber-bearing taxon is congruent with the possibility that these wild populations might be among the progenitors of domesticated oca, but is not conclusive. Other sources of data are necessary because of the lack of sufficient variation among ITS sequences of members of the alliance to resolve their relationships, as well as because of the concerns mentioned above that some evidence may have been lost through concerted evolution. It is also advisable to test the congruence of results using data from several unlinked genes, to help confirm that the gene trees represent the species relationships.

Results and discussion—ncpGS data

Because of the need for additional data as described above, these studies were continued using a second nuclear gene: the chloroplast-expressed isozyme of glutamine synthetase (ncpGS), an enzyme that is important in nitrogen assimilation. This gene region, unlike the ITS, is a new tool for plant phylogenetic studies (Emshwiller and Doyle, in press). The part of the gene used in this study includes four introns. Like the ITS region, the introns of genes can be useful for studies at lower taxonomic levels, because they are under less evolutionary constraint than the coding regions around them and so they have more variability among species. The sampling for ncpGS included a subset of the species included in the ITS study, with fewer of the species outside of the $x = 8$ group and more species within the group, and

included the addition of wild Peruvian ***Oxalis*** accessions.

There is somewhat more variation among the ncpGS sequences of the sampled *Oxalis* accessions than among their ITS sequences (Emshwiller and Doyle, in press). More importantly, there was clearly more than one sequence type within each individual plant of cultivated oca. This was true of some other ***Oxalis*** species as well, including the wild tuber-bearing ***Oxalis*** of Bolivia. Although this meant that molecular cloning was necessary to separate the different sequences within a plant, this gene region has provided substantially more information about the origins of oca than was given by the ITS sequences.

The sequences were analyzed both with and without the cloned sequences of oca and the Bolivian wild tuber-bearing populations. The results of analyses of ncpGS sequences that excluded the cloned sequences are shown in Figure 3. The analyses of ncpGS data are generally congruent with those of ITS data, with only a single upper clade in conflict (Fig. 3 and Emshwiller and Doyle, in press). The ncpGS data provide more support for the $x = 8$ "***Oxalis tuberosa*** alliance" as a monophyletic group than was provided by ITS data. There is somewhat more resolution of relationships within the $x = 8$ alliance, although this is partly because of different sampling. The general congruence of these two gene trees helps to confirm that they probably reflect the relationships of the taxa overall, if not in every detail.

Techniques of molecular cloning of the products of PCR (the polymerase chain reaction) were used to determine the multiple sequences found in three individual morphotypes of cultivated oca and one plant of the Bolivian wild tuber-bearing populations. However, there are complications in the interpretation of the results, in part because of the possibility of errors caused by this technique. One kind of mistake is known as "*Taq* error," in which the polymerase enzyme may introduce the wrong nucleotide into the sequence. The second kind, which is more problematic, is "PCR recombination" (Jansen and Ledley, 1990; Bradley and Hillis, 1997), in which parts of the different sequences that truly exist in the plant may be recombined to form a sequence that does not occur in the plant. Although it is not possible to determine with certainty which of the cloned sequences are correct, there are some criteria by which we can judge which are more likely to be the true sequences (discussed in Emshwiller, 1999).

Among the cloned ncpGS sequences it is possible to distinguish classes of those that are similar (but not necessarily identical). There are four classes from cultivated oca, and two classes found in the wild tuber-bearing plant. Sequences that did not appear to be recombined were selected from of each these classes for inclusion in phylogenetic analyses of ncpGS data. Although multiple trees were found in these analyses, the four sequence classes of oca consistently separated into four different places on the gene trees (one of the trees is shown in Figure 4). Two of the sequence classes found in cultivated oca join the two sequence classes of the wild tuber-bearing ***Oxalis*** of Bolivia on the ncpGS gene tree. A third sequence class is the same as the sequence found in ***O. picchensis***, the wild tuber-bearing species from southern Peru. The remaining sequence class, which is identical with the sequence found in some accessions of ***O. spiralis*** and ***O. mollissima***, may have been a contaminant (Emshwiller, 1999).

The fact that the sequence classes found in oca are found in separate locations on the gene tree supports the idea that oca is an allopolyploid, formed by hybridization between multiple species. Because the two sequence classes of the Bolivian wild tuber-bearing taxon are likewise separated on the gene tree, these ***Oxalis*** are probably also of hybrid origin, and may also be allopolyploid, although the ploidy level of these plants has not yet been determined. Although the Peruvian *O. picchensis* has a single sequence class, estimates of the DNA content of this species by flow cytometry indicate that it is tetraploid (E. Emshwiller, unpublished data), so it is probably autopolyploid. The ncpGS data indicate that the two wild tuber-bearing taxa, *O. picchensis* and the undescribed Bolivian taxon, might both have been involved in the origins of oca. However, there are still some other alternative explanations and unanswered questions. For instance, it is possible that other as yet unsampled species may also share the same sequences. Also, because this evidence is derived from only one gene, possibilities such as introgression from wild species have not been completely eliminated. Nevertheless, these two wild tuber-bearing ***Oxalis*** taxa are currently the best candidates as the species from which the genomes of octoploid oca are derived.

In order to determine whether all of the different sequence classes were present in a larger sample of plants, additional cultivated oca accessions and wild tuber-bearing ***Oxalis*** were sampled through direct sequencing to avoid the time and expense of cloning sequences from large numbers of individuals. This increased sampling helped to confirm the allopolyploid nature of oca, because two of the sequence classes were always present in both cultivated oca and the Bolivian wild tuber-bearing taxon. However, further questions were raised about the contribution of ***O. picchensis***, because the sequence type that oca shares with this species was absent from one of the nine cultivated accessions sampled. There are various possibilities that might explain this result, but further study will be necessary to distinguish among them. Some of these possibilities include (1) octoploid oca had multiple origins, (2) the cultivated oca that lacks the ***O. picchensis***-like sequence is not octoploid, (3) wild-crop geneflow led to the introgression and dispersal of the ***O. picchensis***-like sequence into cultivated oca, (4) the ***O. picchensis***-like sequence was lost in some oca lineages after formation of the polyploid (loss of some parental sequences may occur rapidly after polyploidization, as has been demonstrated in ***Brassica*** and ***Triticum*** (Song et al., 1995; Feldman et al., 1997)).

Thus, the results of analyses of DNA sequences of ncpGS agree with those of ITS in their support of the $x = 8$ "***Oxalis tuberosa*** alliance" as a monophyletic group. However, the group appears to be considerably larger than the dozen species originally studied by de Azkue and Martínez (1990). The molecular data from both genes studied indicate that the group includes additional species that as yet lack published chromosome counts (Table 1), in agreement with morphological similarities (see below). The DNA sequence data of both ncpGS and ITS agree with the cytological data in their incongruence with the traditional sectional classification of Knuth (1930). These molecular data support the conclusion that the genome donors of octoploid ***O. tuberosa*** are to be found within the $x = 8$ group, and they have also helped to screen out other species from inclusion in the alliance. The ncpGS sequence data support the allopolyploidy of oca, and support two different Andean wild tuber-bearing taxa as possible progenitor candidates. Both the Peruvian ***O. picchensis*** and the Bolivian taxon may have been involved, through hybridization, in the origins of cultivated oca.

Morphology of the $x = 8$ alliance and other groups of *Oxalis* species frequently encountered in Peru

In this section the morphology of the $x = 8$ alliance is contrasted with other groups of ***Oxalis*** species that are commonly found in Peru. This brief summary is not intended as a thorough or definitive treatment, but simply as a rough guide for those who might be interested in distinguishing those ***Oxalis*** species that might be relatives of oca. The $x = 8$ alliance is discussed first, followed by the groups that are related closely enough to have been included in the molecular analyses described above, and finally some of the more divergent sections of *Oxalis* are described.

"*Oxalis tuberosa* alliance"

The members of the $x = 8$ alliance (Photos 1 A—F) are mostly succulent herbaceous perennials, although a few appear to be annuals and some are slightly woody (but still fleshy) sub-shrubs (Photo 1F). The stems may be erect or reclining; in some species they are scandent vines several meters long (Photos 1C & D). In most members of the alliance (as in some other ***Oxalis*** species) the petiole is articulated above the base, the part below this articulation remaining on the stem after abscission of the leaf. In many alliance species these petiole bases are relatively long, in some cases even spiny, and may conspicuously clothe the stem. The petiole bases are adnate to a pair of stipules, which may be wing-like and hyaline-membranous, the apex acute to truncate. In other species there is little wing, but the stipule apex extends to a narrowly long acuminate tip, or in a few other cases the stipules are nearly obsolete. The petioles of some species (e.g., ***O. ptychoclada*** Diels, ***O. herrerae*** Knuth) may become broadly swollen with water reserves, at least seasonally (Photo 1F). The fleshy, subsessile leaflets may be obcordate, obovate or sometimes rhombic, nearly always with a distal sinus, although this notch may be quite small in some species. The lateral leaflets of alliance species are somewhat oblique at the base. As in most other parts of ***Oxalis***, there are pulvini located at the base of each leaflet and at the basal articulation of the petiole. The inflorescence is a two-branched cyme, which in some species is condensed to nearly umbellate, or in others may have secondary branching. The corolla of alliance species is usually yellow with red (or brownish or purplish) veins (e.g., Photo 1B), although the corolla of at least one species may be entirely brilliant red (Photo 1C). The spatulate petals are somewhat crenate at the apex, and, as in other ***Oxalis***, they have contort aestivation and are coherent above the clawed base. The various alliance species differ in characters such as habit, form of the stipules and petiole bases, leaflet shape, angle and density of pubescence on the stem and leaves, kinds of trichomes on the styles and filaments, etc.

The members of the group are found throughout the northern and central Andes, from almost the limits of vegetation at high elevations (e.g., ***O. nubigena***, Photo 1E) down to the cloud forests of the "ceja de selva," where they are most abundant. One species from outside the Andean region is supported by the ITS data as a member of the group (Emshwiller and Doyle, 1998): ***Oxalis vulcanicola***, found in the highlands of Chiapas, El Salvador, Costa Rica, and Panama (Lourteig, 1981; Burger, 1991). Some other Peruvian ***Oxalis*** species, not

yet sampled for DNA sequences, are morphologically similar to alliance species, and are probably members of the group (e.g., ***O. marcapatensis*** Knuth (Photo 1F), ***O. mollis*** H.B.K., ***O. phaeotricha*** Diels, ***O. san-miguelii*** Knuth, and ***O. urubambensis*** Knuth). In addition, there are several distinct species that do not yet have published names that also appear to be members of the group.

Outgroup *Oxalis* species that were included in molecular trees

As noted above, a group of cloud-forest species allied to ***O. andina*** Britton (Photo 2A) forms a clade that is sister to the clade that includes the known $x = 8$ species on the ITS gene tree. Although the plants sampled for ITS were all collected in the "yungas" region of Bolivia, one of the species, ***O. dolichopoda*** Diels, was originally described from Peruvian material, and plants of a species resembling ***O. andina*** occur on the eastern Andean slopes in the department of Puno (personal observations). The group apparently includes at least 2-3 undescribed species. They resemble the alliance species in the general shapes of the leaflets and in having yellow corollas with red veins. However, the stems are thin and somewhat woody, and the leaves and stems are not succulent. Some species, such as ***O. andina*** and the similar (or perhaps conspecific) ***O. yungasensis*** Rusby, are caespitose and creeping, while others have more elongated erect stems, such as ***O. dolichopoda***. The stipules are also relatively large, but not as hyaline as in some alliance species. They grow on very steep rock cliffs in cloud forest areas of the eastern Andean slopes, between about 2,000 and 3,000 meters in elevation.

The latter group of species is supported by the ITS data as more closely related to oca and the $x = 8$ group than are two species that were grouped with oca in section ***Ortgieseae***: ***Oxalis ortgiesii*** Regel and ***O. boliviana*** Britton (see above and Fig. 2). These two species share the same general erect herbaceous habit and succulence of leaves and stems with oca and some of its relatives, so perhaps it is not surprising that Knuth (1930) classified them together. These two species, however, have very unusually shaped leaflets, whose diverging lobes have acute apices. The leaflets of ***O. boliviana*** are broadly ob-triangular, whereas those of ***O. ortgiesii*** are a unique fish-tail shape (Photo 2B). ***Oxalis boliviana*** is found in moist understory habitats below about 2,500 meters, and ***O. ortgiesii*** is found in still lower elevation forests. These two species form a "grade," rather than a clade, on the ITS tree (Fig. 2).

Although they were classified by Knuth (1930) in different sections, the two species ***O. megalorrhiza*** Jacquin and ***O. pachyrrhiza*** Weddell are supported by the ncpGS data as being very closely related, in agreement with their very similar morphology. In fact, the large number of differing determinations of specimens of these species in herbaria indicates that there are disagreements about the boundary between these species. ***Oxalis megalorrhiza*** is the type species of the section ***Carnosae*** (Reiche) Knuth (for an explanation of the nomenclatural problems and history of this name see Dandy and Young, 1959), whereas *O.* ***pachyrrhiza*** (Photo 2C) was classified by Knuth (1930) in section ***Acetosellae*** DC. These species both have a stiff thick caudex and tuberous roots. The leaflets are usually all similar (i.e., the lateral leaflets are not oblique at the base) and have very large papillose cells on the

lower surface, which may appear sparkling in living plants or lacunose in dried specimens. The sepals are clearly unequal: the outer three are broadly ovate to triangular, sometimes nearly auriculate at the base, whereas the inner two are narrowly linear. The petals are yellow, without red veins but sometimes suffused with pale pink on the outer surface. These species are usually found in dry habitats, often in unconsolidated rocky and sandy sediments on steep slopes.

Only a single specimen of ***Oxalis laxa*** Hooker & Arnott var. ***hispidissima*** Barnéoud was sampled for ncpGS data, and its sequence was the most divergent of those included in the analyses. This delicate caespitose annual species is found in dry areas of the western Andean slopes of Peru, and it has allies found in similar habitats further south in Chile and Argentina. Because I have not had the oportunity to observe additional plants in the field, nor has Lourteig's (1988) treatment in ***Flora Patagonica*** been available to me, I will not discuss it further.

Some more divergent groups of *Oxalis* found in Peru

The groups described above are allied closely enough to the $x = 8$ alliance that their sequences of the two gene regions used could be aligned with those of the $x = 8$ alliance and used together in the same phylogenetic analyses. Other Peruvian ***Oxalis*** species, however, are even more divergent, in both morphological and molecular characters. Most of the other species encountered in Peru belong to the sections ***Ionoxalis*** (Small) Knuth or ***Corniculatae*** DC, or the subgenus ***Thamnoxys*** (Endl.) Reiche emend. Lourt. (see Lourteig, 1994). The phylogenetic relationships among these groups have not been rigorously tested, but they are morphologically divergent groups and the few members that have been sampled for molecular characters differ more from the "***Oxalis tuberosa*** alliance" than the preceding groups.

Section ***Ionoxalis*** includes herbaceous acaulescent species with scaly bulbs. The members of the section may be found in diverse habitats from sea level to the high puna (Photo 2D). The corolla is usually not yellow, but rather ranges from white to pink or purple. The inflorescence may be umbelloid or reduced to a single flower. Unlike the $x = 8$ group, but like some other groups of ***Oxalis***, these species have distinctive calli (said to be calcium oxalate deposits) on the sepal apices, bulb scales, and sometimes leaflets, which may be orange in living material but turn dark on drying (Salter, 1944; Denton, 1973). There are a few bulbous species that have been introduced from southern Africa as ornamentals, which are not members of section ***Ionoxalis***. Unlike the native species, these may be caulescent and they have bulbs which are tunicate, rather than scaly. One of them, ***O. pes-caprae*** L., has escaped and become established in several areas of Peru (Macbride, 1943 and personal observations).

Section ***Corniculatae*** includes small herbaceous weedy species, some of which are cosmopolitan (such as the type species, ***O. corniculata*** L.), whereas others are strictly Andean species, such as ***O. calachacensis*** Knuth and ***O. bisfracta*** Turczaninow (Photo 2E). The latter species is not reported from Peru, but photographs taken by Mauro Vallenas R. (Ministry of Agriculture, Puno) indicate that it is probably present on the altiplano (personal observations). They are generally found in disturbed habitats, and some are quite common

or even troublesome. They may superficially resemble the smaller, more delicate members of the $x = 8$ group (Eiten, 1963), but they are not succulent, have thin, wiry stems and broadly rounded leaflets without oblique bases, and do not have the persisting long petiole bases found in the alliance. The corolla is yellow, but the nectar guides, when present, are found ***between*** the veins, not *on* the veins. The capsule in some members of ***Corniculatae*** is cylindrical and more elongated than in the alliance species, and the pedicel is reflexed in fruit, so that the capsule is raised and directed upward.

The members of subgenus ***Thamnoxys*** include small upright shrubs found mostly in hot tropical lowland habitats of the Americas. Some of the species found in Peru are ***O. barrelieri*** L., ***O. dombeii*** St. Hilaire, ***O. psoraleoides*** H.B.K. (Photo 2F), and ***O. spruceana*** Progel. They differ from the alliance species in their woody, non-succulent stems and their pinnate leaves (unlike other parts of ***Oxalis***, the members of this group have a developed rachis that separates the lateral leaflets from the terminal one). Their leaflets are usually not obcordate, but rather ovate, elliptic or rhombic. They do not have the characteristic stipules and articulation above the base of the petiole as found in the alliance.

Need for conservation

These last groups are clearly not closely related to oca, but are a sampling of the great diversity of forms of ***Oxalis*** found in South America. However, it is the members of the $x = 8$ "***Oxalis tuberosa*** alliance" that may have potential for future plant breeding efforts in oca. Some of the members of the alliance are highly restricted endemics, being known from a single location (personal observations and Pool in Brako and Zarucchi, 1993). Several do not yet have published species names. Some localities where herbarium specimens were collected 30 or 40 years ago are now completely deforested, and the species are no longer present. The remaining montane forests of Peru and other neotopical areas harbor wild relatives of many other crops besides oca (Debouck and Libreros Ferla, 1995). The loss of habitat from deforestation, especially in the "ceja de selva" but also in high Andean forests, may be destroying valuable genetic resources that should be preserved for future generations in the Andes.

Acknowledgements

I am grateful for the support of many national and international institutions during my work in Peru and Bolivia, including the Centro Internacional de la Papa (CIP), Centro de Investigación de Recursos Naturales y Medio Ambiente (CIRNMA), Programa de la Investigación de la Papa (PROINPA), Servicios Múltiples de Tecnología Apropriada (SEMTA), Centro de Investigación en Cultivos Andinos (CICA) of UNSAAC, Estacion Experimental Andenes, Cusco (INIA), and the McKnight Foundation Project on Andean Root and Tuber Crops. I thank the following herbaria for the opportunity to examine specimens: BOLV, CPUN, CUZ, F, HAO, HUT, LPB, NY, US, and USM.

I sincerely appreciate the help and companionship of all the following people who collaborated in field work in Bolivia and Peru (listed in chronological order): Maria Gisela Asbun Claros; Joe Miller; María Luisa Ugarte, Franz Terrazas, Sandra Guamán, Tito Villarroel,

Juan Almanza (PROINPA/UMSS); Rudy Vargas (SEMTA); Bente Eriksen and Ulf Molau; Andrés Valladolid (CIP); Gregorio Meza Z. and Pedro P. Cruz P. (CICA, UNSAAC); Andrés Castelo (INIA); Alfredo Tupayachi H., Percy Nuñez V., and Rosa Urrunaga (CUZ, UNSAAC); Hector Flores, Rolando Estrada, Ramiro Ortega D., Carlos Arbizu A., Marlene Ramirez, and Anibal Andia (McKnight Project); Francisco Vivanco (CIP); Nestor Arce and Lucio Torrez T. (CIRNMA); Mauro Vallenas R. (Dirección Regional Agricultura, Puno); and Isidoro Sánchez V. (CPUN, UNC). The wild tuber-bearing ***Oxalis*** of Bolivia, which are supported in this study as one of the possible candidates as genome donors of domesticated oca, would not have been collected without the generous collaboration of personnel of PROINPA, the Programa de Investigación de la Papa. They had already encountered some of these populations in their travels, and graciously allowed me to accompany them on expeditions to areas where these *Oxalis* could be found.

I am particularly grateful to my advisor, Jeff Doyle, for his support throughout this project. A great number of other people also offered their counsel regarding this research. Particularly generous in this respect were Carlos Arbizu A., Isidoro Sánchez V., and Alfredo Tupayachi H.. I also thank Rolando Estrada for facilitating my affiliation with UNMSM during my Fulbright year in Peru.

This research was funded by the Andrew W. Mellon Foundation Graduate Systematics Training Program, a J. W. Fulbright Grant, U. S. National Science Foundation Grants, Foreign Language and Area Studies Fellowships from the U. S. Department of Education, the Harold E. Moore Jr. Research Travel Fund, a Cornell University Sage Graduate Travel Grant, and The Field Museum of Natural History Scholarship Fund. The writing of this paper was supported by a grant to The Field Museum from Abbott Laboratories.

References cited

Bradley, R. D. and D. M. Hillis. 1997. Recombinant DNA sequences generated by PCR amplification. *Molecular Biology and Evolution* 14: 592-593.

Brako, L. and J. L. Zarucchi. 1993. *Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru*. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO. 1286 pp.

Brücher, H. 1969. Poliploidia en especies sudamericana de *Oxalis*. *Boletín de la Sociedad Venozolana de Ciencias Naturales*. 28: 145-178.

Burger, W. 1991. Oxalidaceae in Flora Costaricensis. *Fieldiana, Botany New Series* No. 28: 2-16.

Dandy, J. E. and D. P. Young. 1959. *Oxalis megalorrhiza*. *Proceedings of the Botanical Society of the British Isles* 3: 174-175.

de Azkue, D. and A. Martínez. 1983. The chromosome complements of shrubby *Oxalis* species from South America. *Plant Systematics and Evolution* 141: 187-197.

de Azkue, D. and A. Martínez. 1984. Variación del cariotipo, volumen nuclear y contenido de ADN en siete especies de *Oxalis*. *Darwiniana* 25: 267-277.

de Azkue, D. and A. Martínez. 1988. DNA content and chromosome evolution in the shrubby *Oxalis*. *Genome* 30: 52-57.

de Azkue, D. and A. Martínez. 1990. Chromosome number of the *Oxalis tuberosa* alliance (Oxalidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 169: 25-29.

Debouck, D. G. and D. Libreros Ferla. 1995. Neotropical montane forests: a fragile home of genetic resources of wild relatives of new world crops. *en* S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero and J. L. Luteyn (eds), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden, New York, pp. 561-577.

Denton, M. F. 1973. A monograph of *Oxalis*, section *Ionoxalis* (Oxalidaceae) in North America. *Publications of the Michigan State University Museum, Biological Series* 4: 455-615.

Diers, L. 1961. Der Anteil an Polyploiden in den Vegetationsgürteln der Westkordillere Perus. *Zeitschrift für Botanik* 49: 437-488.

Doebley, J. 1992. Molecular systematics and crop evolution. *en* P. S. Soltis, D. E. Soltis and J. J. Doyle (eds), *Molecular Systematics of Plants*. Chapman and Hall, New York, pp. 202-222.

Doyle, J. J. 1992. Gene trees and species trees: Molecular systematics as one-character taxonomy. *Systematic Botany* 17: 144-163.

Eiten, G. 1963. Taxonomy and regional variation of *Oxalis* sect. *Corniculatae* 1. Introduction, keys and synopsis of the species. *American Midland Naturalist* 69: 257-309.

Emshwiller, E. 1999. Origins of Domestication and Polyploidy in the Andean Tuber Crop *Oxalis tuberosa* Molina (Oxalidaceae). Thesis: Ph.D., Cornell University, Ithaca, New York. 325 pp.

Emshwiller, E. and J. J. Doyle. 1998. Origins of domestication and polyploidy in oca (*Oxalis tuberosa*: Oxalidaceae): nrDNA ITS data. *American Journal of Botany* 85: 975-985.

Emshwiller, E. and J. J. Doyle. in press. Chloroplast-expressed glutamine synthetase (ncpGS): potential utility for phylogenetic studies with an example from *Oxalis* (Oxalidaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*

Favarger, C. and K. Huynh. 1965. Chromosome number reports IV. *Taxon* 14: 86-92.

Feldman, M., B. Liu, G. Segal, S. Abbo, A. A. Levy and J. M. Vega. 1997. Rapid elimination of low-copy DNA sequences in polyploid wheat: A possible mechanism for differentiation of homoeologous chromosomes. *Genetics* 147: 1381-1387.

Grant, V. 1971. *Plant Speciation*. Colombia University Press, New York. 434 pp.

Guamán C., S. 1997. Conservación in situ caracterización y evaluación de la biodiversidad de oca (*Oxalis tuberosa*) y papalisa (*Ullucus tuberosus*) en Candelaria (Chapare) y Pocanche (Ayopaya). Tesis: Ingeniero Agrónomo, Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba, Bolivia.

Heitz, E. 1927. Ueber multiple und aberrante Chromosomenzahlen. *Ablandl Naturwississenschaften Vereins Hamburg* 21: 47-57.

Huynh, K.-L. 1965. Contribution à l'étude caryologique et embryologique des Phanérogames du Pérou. *Denkschriften der Schweizerischen Naturforshenden Gesellschaft — Mémoires de la Société Helvétique des Sciences Naturelles* 85: 1-178.

Ishiki, K. 1997. unpublished final report to the International Potato Center, Lima Peru.

Jansen, R. and F. D. Ledley. 1990. Disruption of phase during PCR amplification and cloning of heterozygous target sequences. *Nucleic Acids Res.* 18: 5153-5156.

Knuth, R. 1930. *Oxalidaceae.* (A. Engler, Das Pflanzenreich; Regni vegetabilis conspectus). Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig. 481 pp.

Knuth, R. 1931. Oxalidaceae novae, post editionem monographiae meae (a. 1930) detectae. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* 29: 213-219.

Knuth, R. 1935. Oxalidaceae 2. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* 38: 194-199.

Knuth, R. 1936. Oxalidaceae 3. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* 40: 289-293.

Lourteig, A. 1981. Oxalidaceae in Flora of Panamá. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67: 823-850.

Lourteig, A. 1988. Oxalidaceae. *Flora Patagonica* 8: 1-29.

Lourteig, A. 1994. *Oxalis* L. subgénero *Thamnoxys* (Endl.) Reiche emend. Lourt. *Bradea, Boletim do Herbarium Bradeanum* 7: 1-199.

Macbride, J. F. 1943. Flora of Peru. *Field Museum of Natural History. Botanical Series.* XII: 544-608.

Marks, G. E. 1956. Chromosome numbers in the genus *Oxalis*. *The New Phytologist* 55: 120-129.

Mathew, P. M. 1958. Cytology of Oxalidaceae. *Cytologia* 23: 200-210.

Medina H., T. C. 1994. Contaje cromosómico de la oca (*Oxalis tuberosa* Molina) conservada in vitro. Tesis: Ingeniero Agrónomo, Universidad Nacional del Centro del Perú, Huancayo, Peru.

Salter, T. M. 1944. The genus *Oxalis* in South Africa. A taxonomic revision. *Journal of South African Botany* (suppl. 1): 1-355.

Soltis, D. E. and P. S. Soltis. 1993. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. *Critical Reviews in Plant Sciences* 12: 243-273.

Soltis, P. S., J. J. Doyle and D. E. Soltis. 1992. Molecular data and polyploid evolution in plants. *In* P. S. Soltis, D. E. Soltis and J. J. Doyle (eds), *Molecular Systematics of Plants*. Chapman and Hall, New York, pp. 177-201.

Song, K., P. Lu, K. Tang and T. C. Osborn. 1995. Rapid genome change in synthetic polyploids of Brassica and its implications for polyploid evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92: 7719-7723.

Stebbins, G. L. 1947. Types of polyploids: their classification and significance. *Advances in Genetics* 1: 403-429.

Talledo, D. and C. Escobar. 1995. Citogenética de *Oxalis tuberosa*: ciclo celular y número cromosómico. *Biotempo (Universidad Ricardo Palma, Lima, Peru)* 2: 33-46.

Tapia, M. E. 1993. *Semillas Andinas — El Banco de Oro*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnologia (CONCYTEC) - A&B S.A., Lima, Peru. 76 pp.

Valladolid, A. 1996. Niveles de ploidía de la oca (*Oxalis tuberosa* Mol.) y sus parientes silvestres. Tesis: M.Sc., Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Peru.

Valladolid, A., C. Arbizu and D. Talledo. 1994. Niveles de ploidía de la oca (*Oxalis tuberosa* Mol.) y sus parientes silvestres. *Agro Sur* 22 (número especial): 11-12.

Warburg, E. F. 1938. Taxonomy and relationship in the Geraniales, Part II. *New Phytologist 37* 37:

Wendel, J. F., A. Schnabel and T. Seelman. 1995. Bidirectional interlocus concerted evolution following allopolyploid speciation in cotton (*Gossypium*). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 92: 280-284.

Tabla 1. Species of Oxalis (including Xanthoxalis) that are supported as members of the «Oxalis tuberosa alliance»by the results of phylogenetic analyses of the DNA sequences of the two genes used in this study.

Especies [a]	Sección [b]	2*n*=
O. tuberosa Molina (cultivada)	*Ortgieseae* Knuth	64[c]
***O.* sp.** (silvestre con tubérculos de Bolivia)		
O. picchensis Knuth	*Ortgieseae* Knuth	
O. spiralis R & P ex G. Don	*Ortgieseae* Knuth	16[d,e,i] or 48[c,g]
O. mollissima (Rusby) Knuth	*Clematodes* Knuth	16[c]
O. medicaginea H.B.K.	*Clematodes* Knuth	16[c]
O. lotoides H.B.K.	*Clematodes* Knuth	48[c]
O. subintegra Knuth	*Clematodes* Knuth	16[c]
O. vulcanicola Knuth	*Ortgieseae* Knuth	
O. longissima (Kuntze) Schumann	*Ortgieseae* Knuth	
O. unduavensis (Rusby) Knuth	*Ortgieseae* Knuth	
O. sp. aff. ***melilotoides*** Zuccarini		
O. lucumayensis Knuth	*Clematodes* Knuth	
O. sp. aff. ***distincta*** Knuth		
O. nubigena Walpers	*Capillares* (Reiche) Knuth	48-50[h]
O. petrophila Knuth	*Corniculatae* DC	
X. flagellata Rusby [i]		
O. paucartambensis Knuth	*Carnosae* (Reiche) Knuth	
O. cuzcensis Knuth	*Laxae* (Reiche) Knuth	
O. herrerae Knuth	*Herrerea* Knuth	16[c]
O. tabaconasensis Knuth	*Clematodes* Knuth	16[c]
O. weberbaueri Diels	*Carnosae* (Reiche) Knuth	
O. ptychoclada Diels	*Carnosae* (Reiche) Knuth	16[e,f]
O. oblongiformis Knuth	*Clematodes* Knuth	16[c]
O. peduncularis H.B.K. var. ***peduncularis***	*Carnosae* (Reiche) Knuth	16[c]
O. peduncularis H.B.K. var. ***pilosa*** Hieronymus	*Carnosae* (Reiche) Knuth	
O. teneriensis Knuth	*Carnosae* (Reiche) Knuth	
O. staffordiana Knuth	*Carnosae* (Reiche) Knuth	
O. polyrhiza Knuth	*Carnosae* (Reiche) Knuth	

[a] Additional species that are not identified or that are new species without published descriptions are not included in this list. [b] Sections of Knuth (1930, 1935, 1936). [c] de Azkue and Martínez, 1990. [d] Brücher, 1969 (as *O. pubescens* H. B. K.). [e] Favarger and Huynh 1965. [f] Huynh, 1965. [g] Mathew, 1958 (as *O. pubescens*). [h] Diers, 1961. [i] Combination as a species of *Oxalis* proposed by both Lourteig and Eiten on specimen annotations, but unpublished.

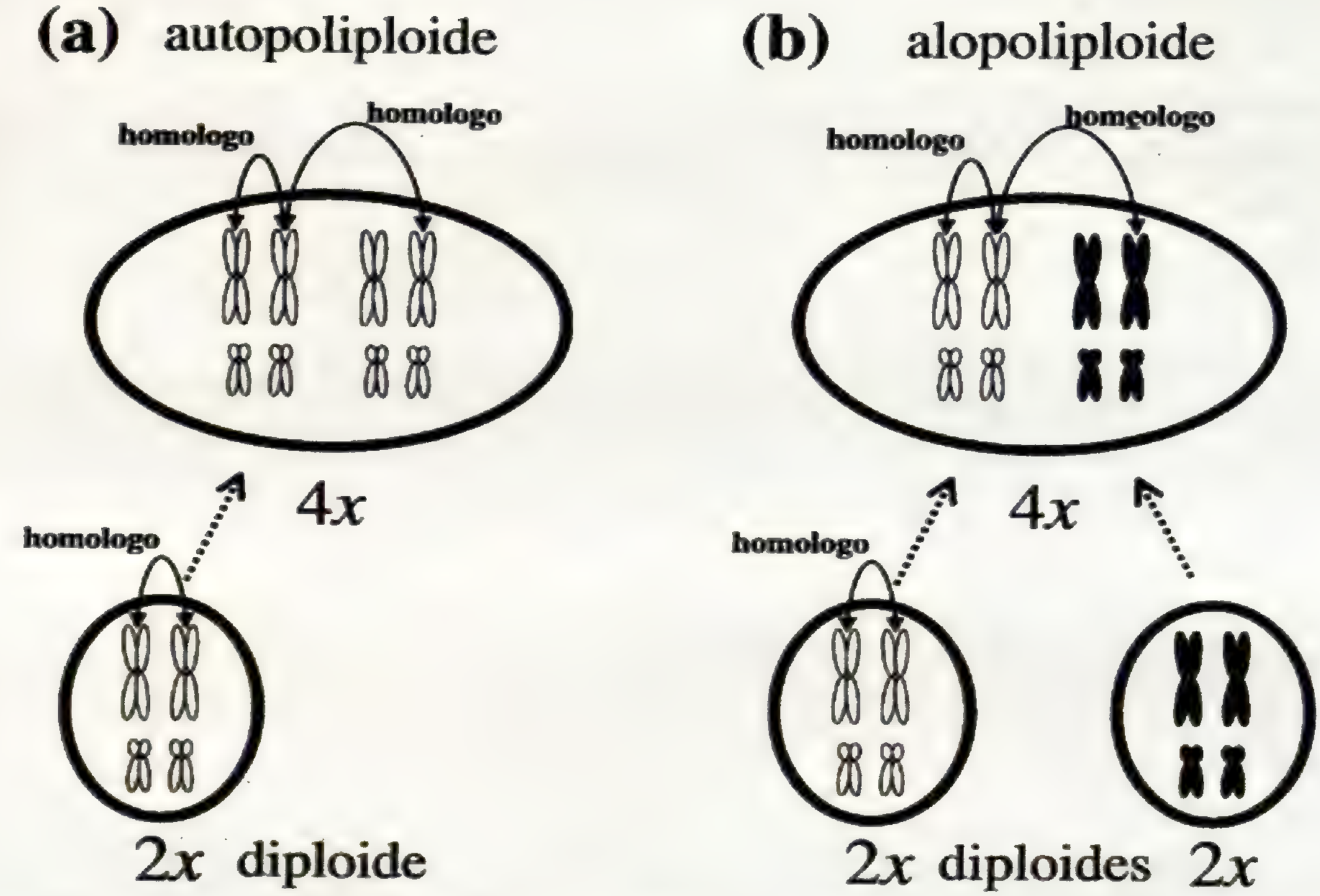


Figure 1. **A comparison of homologous and homeologous chromosomes as found in polyploid plants. A simplified example is shown with diploids and tetraploids based on x = 2. The members of each pair of chromosomes in the diploids are homologous with each other (as are the genes at any particular locus on those chromosomes). (a) In an autotetraploid, all four sets of chromosomes are derived from the same species (perhaps even the same plant), so there are four homologues of each kind of chromosome, which usually pair randomly with each other. (b) In allotetraploids, however, the sets of chromosomes are derived from separate species (or well-diverged populations), so that the members of a pair derived from the same parental species (homologous) are more similar to each other than are the corresponding chromosomes derived from the other parental species (homeologous). The chromosomes of most allopolyploids will usually pair only with the homologous, not the homeologous, chromosomes.**

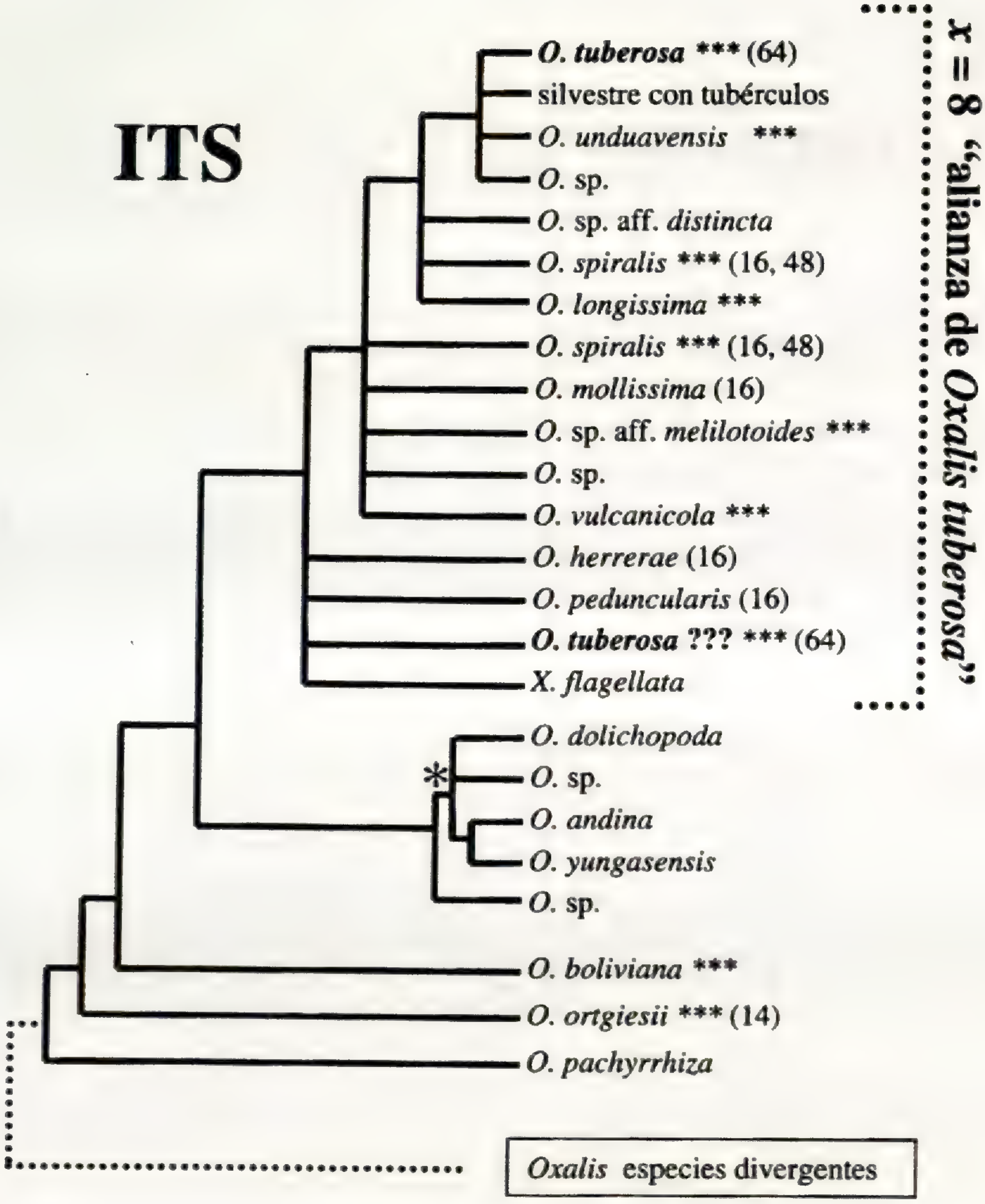


Figure 2. One of two maximally parsimonious trees found in analyses of ITS data of species of ***Oxalis*** (including ***Xanthoxalis***, which is here considered to be part of ***Oxalis***) modified from Emshwiller and Doyle, 1998. The alternative tree differs only in the loss of resolution at the node indicated by a single large asterisk. The primary sequence found in ***Oxalis tuberosa*** is found at the top of the diagram, whereas the faint secondary sequence of oca is followed by "???". Published chromosome numbers follow each species name (see text for references). Species that were classified by Knuth as members of section *Ortgieseae* are indicated by "***", and are interspersed with species of other sections. See Table 1 for the sectional classification of Knuth and references for these chromosome counts.

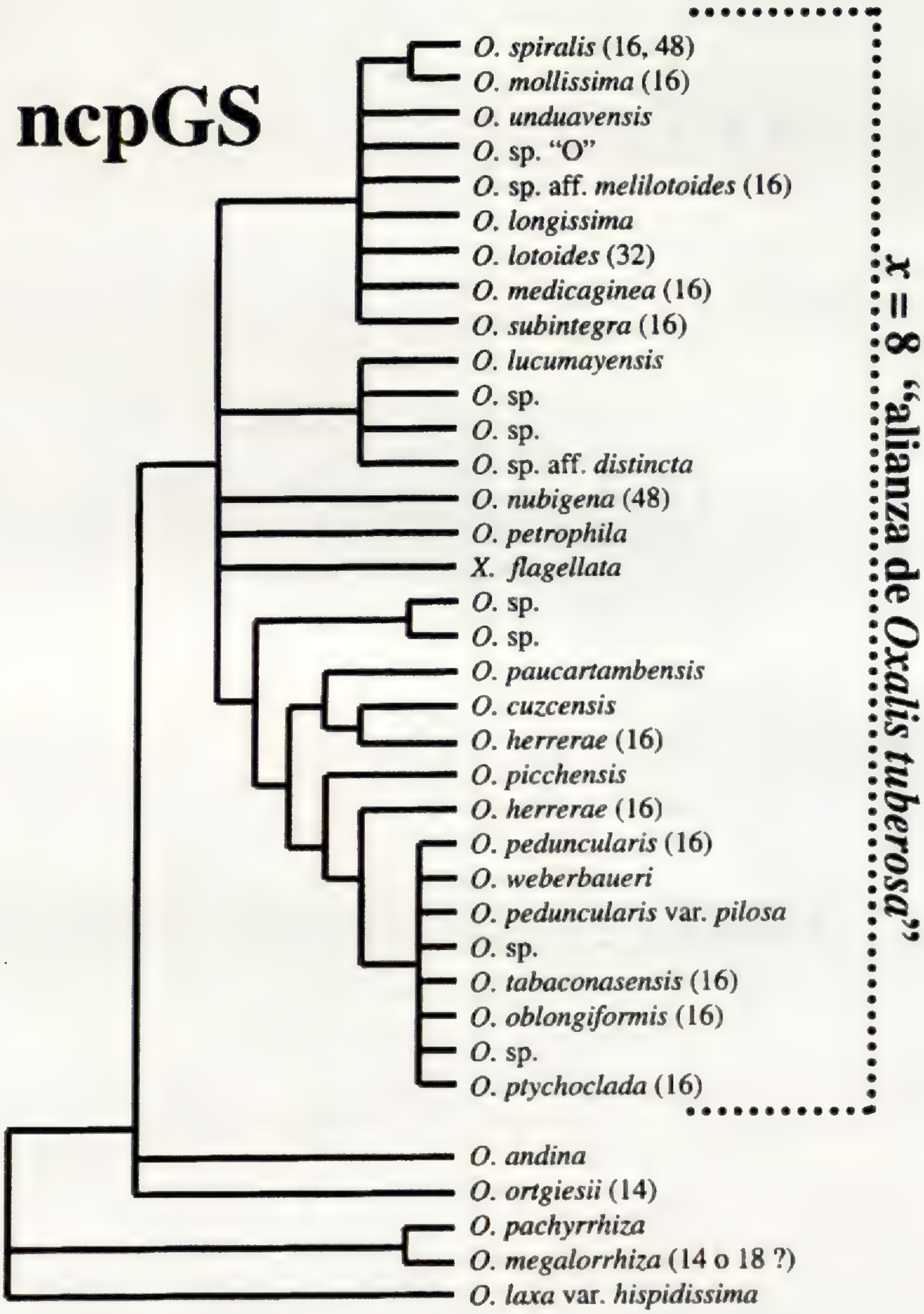


Figure 3. Strict consensus of 12 maximally parsimonious trees found in analyses of ncpGS data of ***Oxalis*** (including ***Xanthoxalis***) that *excluded* cloned sequences from cultivated oca and the Bolivian wild tuber-bearing ***Oxalis***. As with the ITS data, all of the species reported to have $x = 8$ were found in a single clade on this tree (reported chromosome numbers follow each species name. An arrow indicates the only clade that conflicts with the ITS results presented in Figure 2.

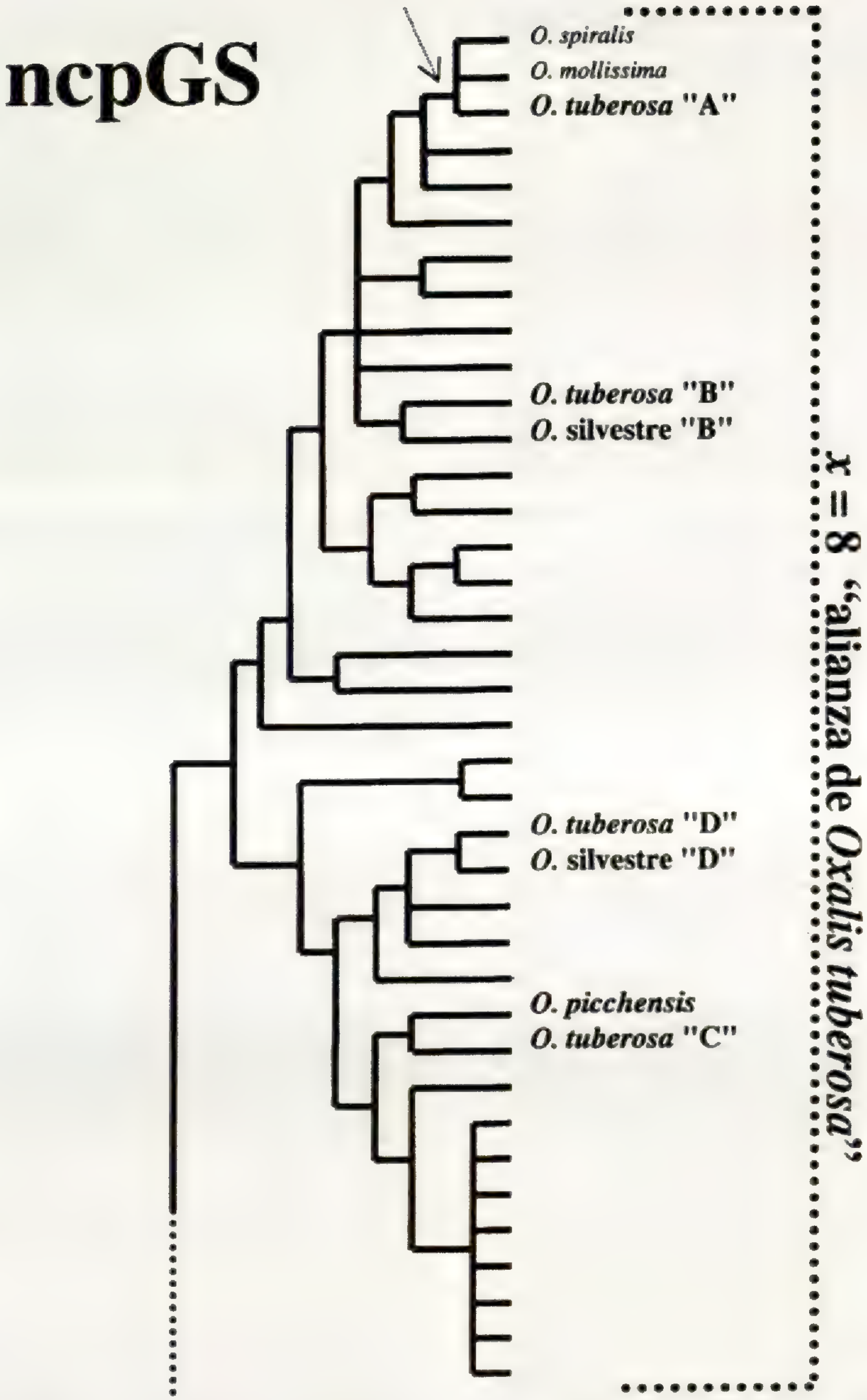
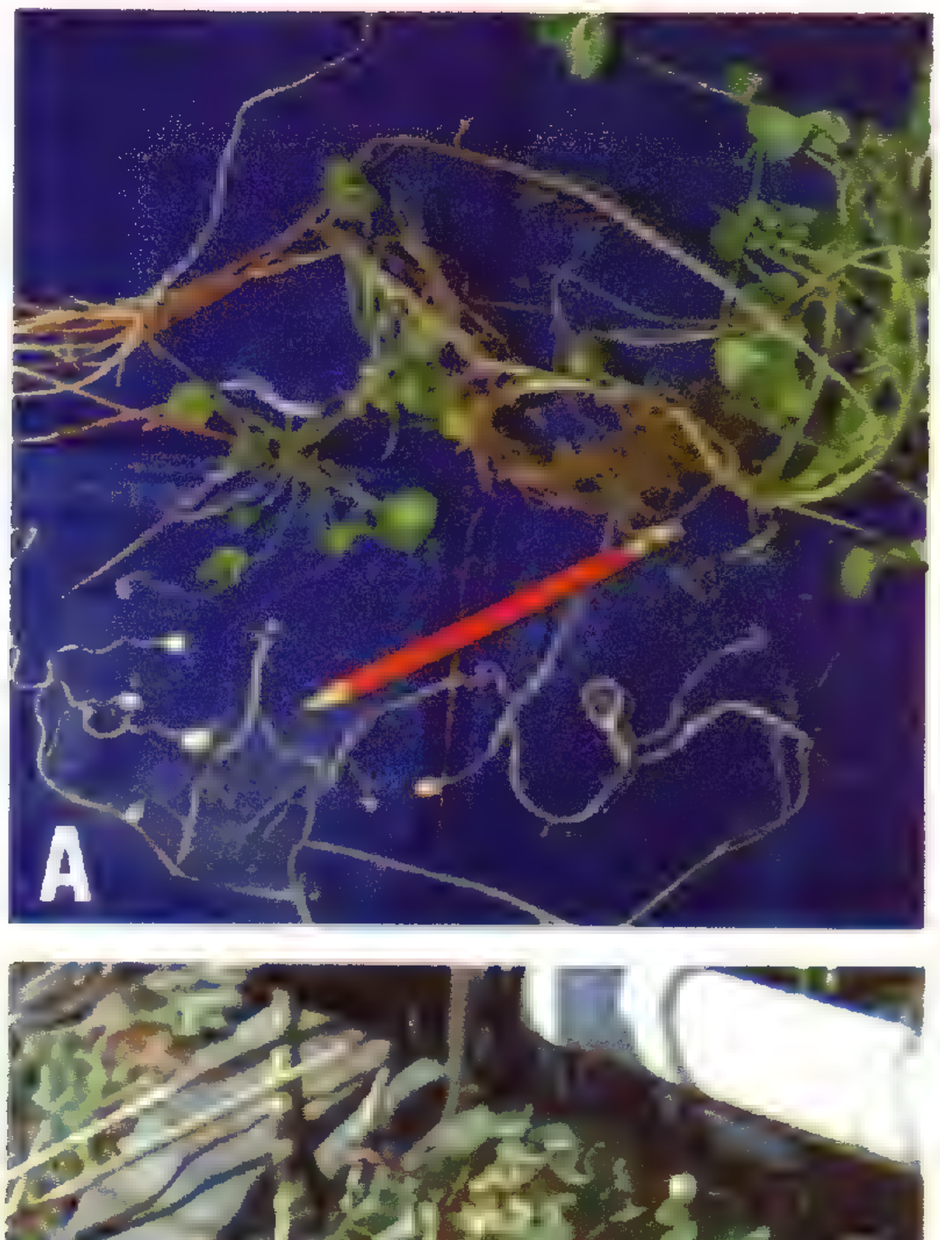
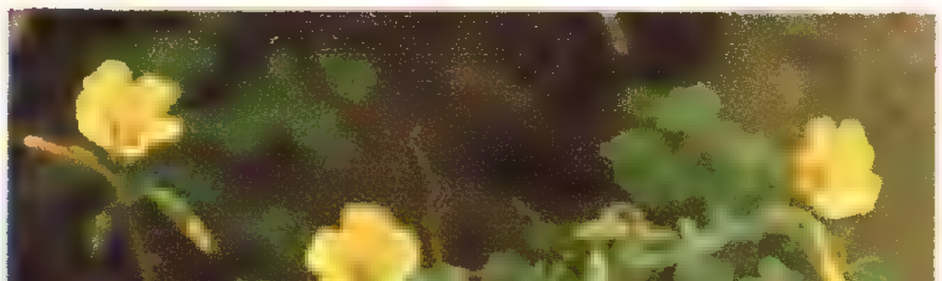
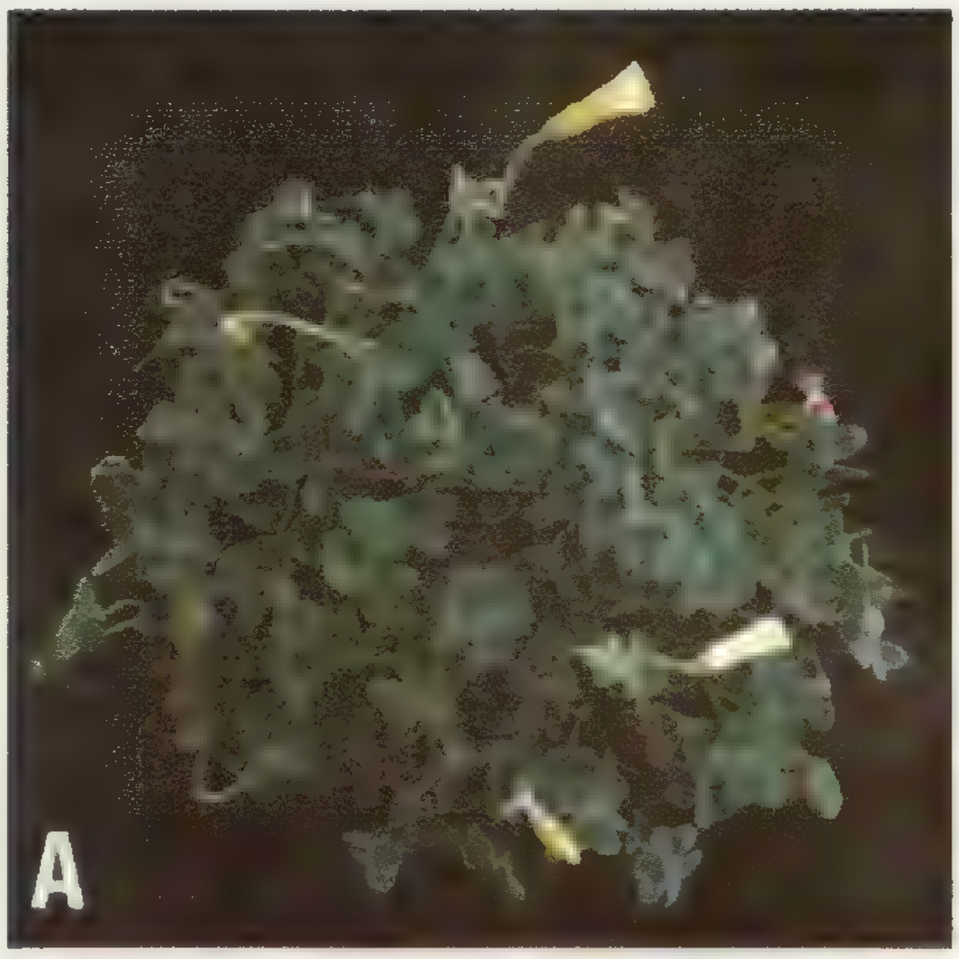


Figure 4. One of the 208 maximally parsimonious trees found in analyses of ncpGS sequences of ***Oxalis*** (including ***Xanthoxalis***) that *included* selected cloned sequences from cultivated oca and the Bolivian wild tuber-bearing ***Oxalis***. For simplicity, the diagram only shows the clade that includes the plants identified as members of the $x = 8$ alliance. The four sequence classes found within an individual plant of cultivated oca ("A" through "D") join different parts of the $x = 8$ clade in this and in all of the other maximally parsimonious trees found. Two of the classes ("B" and "D") are grouped with the two corresponding classes found in the wild tuber-bearing ***Oxalis*** populations of Bolivia. The third class ("C") joins the sequence of *O. picchensis* of southern Peru. The fourth class ("A"), which joins the sequences of ***O. spiralis*** and ***O. mollissima***, may be a contaminant.





Photos 1. Putative members of the "***Oxalis tuberosa*** alliance": (A) Small tubers of ***O. picchensis*** of Department of Cusco. (B) ***Oxalis petrophila***, an attractive member of the alliance with typical yellow corolla with red veins. (C) The entirely red color of the corolla of ***O. subintegra*** is unusual among members of the alliance. (D) ***Oxalis lucumayensis***, a large succulent vine of the "ceja de selva." (E) Growing at 4500m, ***O. nubigena*** may flower when only 2 cm tall. (F) Plasticity of swollen petioles in ***O. marcapatensis***, a species with the morphological features of the alliance, but not as yet included in molecular studies.



Photos 2. ***Oxalis*** species of groups other than the "***Oxalis tuberosa*** alliance": (A) ***O. andina*** and its allies are closest relatives of the alliance. (B) ***O. ortgiesii***, type species of the section *Ortgieseae*. (C) Tuberous roots of ***O. pachyrrhiza***. (D) Bulbous ***O. minima***, of section ***Ionoxalis***, in the high Andean "puna". (E) Weedy ***O. Bisfracta*** of section *Corniculatae*. (F) Shrubby ***O. epsoraleoides*** of subgenus ***Thamnoxys.***

Arnaldoa
6(2): 141-184. 1999

Las Angiospermas endémicas del Dpto. de Cajamarca, Perú

NANCY HENSOLD
Tropical Collections Specialist
The Field Museum
Roosevelt Rd. at Lakeshore Dr.
Chicago, IL 60605-2496
USA

Resumen

Se presenta una lista de 318 taxones de angiospermas (excepto Orchidaceae) endémicos del Depto. Cajamarca en Perú, incluyendo datos de exsiccatas, habitat, y distribución. Esta lista se basó en el *Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú* (Brako & Zarucchi 1993), datos de especímenes del Field Museum, literatura publicada, y comentarios de especialistas. Se proveen mapas de distribución para la mayoría de las especies. El endemismo es más alto en los bosques montanos, especialmente en Bosque Cutervo. Se resumen las localidades tipo de especies no colectadas por más de 50 años, casi todas en el Norte y Este de Cajamarca.

Abstract

A list of 318 angiosperm taxa (excl. Orchidaceae) endemic to Depto. Cajamarca in Perú is provided, including specimen, habitat, and distributional data. This list was based on the *Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru* (Brako & Zarucchi 1993), Field Museum specimen data, published literature, and specialist review. Distribution maps are provided for most taxa. Endemism is highest in montane forest habitat, especially Bosque Cutervo. The type localities of species not collected in over 50 years, mostly in eastern and northern Cajamarca, are summarized.

Introducción

Se presenta aqui una lista de especies de angiospermas (excepto Orchidaceae) que se cree son endémicas del Departamento de Cajamarca en el norte de Perú. Cajamarca es el hogar de aproximadamente 2697 especies de plantas con flores, 312 de las cuales están registradas como endémicas en el *Catálogo de las Angiospermas y Gymnospermas del Perú* (Brako & Zarucchi 1993, citado aqui como *Cat. Fl. Perú*). Este estudio intenta verificar el status taxonómico y distribución de todos los taxones reportados como endémicos para Cajamarca, para agregar nuevos taxones no tratados en el *Cat. Fl. Perú*, y para mapear las distribuciones conocidas para los taxones endémicos.

Los usos potenciales y el propósito de esta lista son varios. Primero, es un esfuerzo preliminar de enfocar la atención en especies que por su distribución limitada pueden estar

en un riesgo potencial de extinción. El *1997 IUCN Red List of Threatened Plants* (Walter & Gillett, 1998; <http://www.wcmc.org.uk/species/plants/overview.htm>) es un intento de registrar todas las especies vulnerables, al nivel mundial. Sin embargo, la flora de los países tropicales, los cuales presentan la más alta biodiversidad así como altos ritmos de desarrollo, está pobremente representada en esta lista. Por ejemplo, la proporción de especies de plantas vasculares reportadas como amenazadas en Estados Unidos, Turquía, España y Australia son 29%, 21.7%, 19.5% y 14.4%, respectivamente, mientras que las proporciones de especies amenazadas en Perú, Ecuador, Venezuela, y Colombia están registradas como 5%, 4.3%, 2%, y 1.4%. En la mayoría de los casos, los datos necesarios simplemente no están disponibles. No obstante, la publicación de listados preliminares a nivel país como el *Cat. Fl. Perú* facilitan estimados de números de especies locales endémicas, los cuales a su vez pueden proveer una medida importante de vulnerabilidad de la flora.

Un segundo propósito de esta lista es que puede indicar tipos de localidades y hábitats que tienen altos niveles de endemismo, enfatizando la necesidad de un manejo de estas áreas.

Tercero, indicará aquellas especies pobremente conocidas o que no han sido colectadas en muchos años, para que los trabajadores de campo puedan ser informados de los taxones de interés que pueden encontrarse en áreas donde colectan, así como sitios históricos de colecta que pueden ser interesantes para revisitar.

Métodos

Un archivo de base de datos que incluye nombres y distribución departamental de todos los taxones de angiospermas en Cajamarca, como se presenta en el *Cat. Fl. Perú* fue proporcionado por Dr. James L. Zarucchi del Missouri Botanical Garden. De este archivo, se extrajo una lista de taxones citados solamente para Cajamarca. Para todas las especies se revisó la información de su status taxonómico y de distribución y se cotejó con la literatura disponible, la base de datos de Field Museum (DETBASE), y el archivo de registros recientes de especimenes en Missouri Botanical Garden (W^3TROPICOS; http://mobot.mobot.org/Pick/Search/pick.html). La información de la distribución se citó utilizando todos los datos de especimenes disponibles. En algunos casos, los listados finales se enviaron a especialistas para comentarios.

Para optimizar la calidad del listado, la autora hizo algunas determinaciones tentativas de sinonímia en grupos donde no habia un especialista disponible. Varios taxones de status incierto se indican con un signo de interrogación.

Se agregaron a la lista (a) especies recientemente establecidas como endémicas, debido a cambios en su distribución o en su taxonomía; (b) especies endémicas recientemente descritas; y (c) especies consideradas endémicas pero no formalmente descritas.

No todos los grupos están completamente tratados en este trabajo, incluyendo las dos familias más grandes, Orchidaceae y Asteraceae. Las orquídeas en su mayoría están listadas sin datos distribucionales en el *Cat. Fl. Perú* y por lo tanto están excluidas completamente en

este trabajo. Para taxones endémicos de Asteráceas, el lector es referido al *Cat. Fl. Perú* y la única información aqui provista es el número total de endemismos, además de cambios o adiciones al *Cat. Fl. Perú*. Datos de distribución y hábitat no se proveen. Bromeliaceae, Cactaceae y ***Solanum*** sect. *Petota*, todos sujeto del interés popular, literatura especializada y con tipos frecuentemente inaccesibles, se proveen aqui con datos mínimos de distribución y no están incluidos en los mapas.

Todas las otras familias aparecen en los mapas de distribución y los datos de distribución son tan detallados como es posible.

Resultados

Excluyendo Orchidaceae, un total de 318 taxones de angiospermas, incluyendo 21 taxones infraespecíficos se determinaron como endémicas al Depto. de Cajamarca. Se encuentra la lista completa después de la Discusión. De los 297 taxones endémicos reportados en el *Cat. Fl. Perú*, 73 se eliminaron en este estudio debido al descubrimiento de registros fuera de Cajamarca (45 spp.), sinonímia (18 spp.), o cita errónea para Cajamarca (10 spp.). De las 45 especies con distribución extendida, aproximadamente 32 aún son muy localizadas, siendo conocidas solo de áreas adyacentes a Cajamarca (Appendix A).

No obstante, 94 especies se agregaron a la lista, incluyendo 31 especies con nuevo status endémico, 33 especies recientemente descritas a partir de 1993, y 30 especies aún no descritas. Las familias con el mayor número de taxones endémicos fueron Asteraceae (90), Solanaceae (24), Cactaceae(17), Bromeliaceae (16), Scrophulariaceae (14), y Fabaceae (13).

De los 221 taxones para los cuales se tenía datos suficientes (excluyendo Asteraceae y ***Solanum*** sect. *Petota*):

(1) 149 taxones (67%) se conocen de una sola localidad.

(2) 105 taxones (47%) son nativos del bosque montano o habitats húmedos adyacentes; 68 taxones (31%) son de valles secos en la cuenca del Marañón (53 taxones), o valles estacionalmente secos de la vertiente oeste (15 taxones); y 48 taxones (22%) son de jalca.

(3) 48 taxones (22%) no han sido reportados por más de 50 años, y la mayoría de estos desde 1915.

Discusión

El número de endemismos reportados en este estudio es ligeramente mayor que la cantidad reportada en el *Cat. Fl. Perú*, a pesar de cambios significativos (ca. 25%) en el contenido de la lista. Sin embargo, este número debe considerarse un subestimado de los endemismos esperados en Cajamarca. Primero, la familia de angiospermas más grandes en Perú, Orchidaceae, se excluye de este estudio. Segundo, muchas especies raras y localizadas probablemente permanecen sin ser descritas. Esto se ilustra dramaticamente por la cantidad de taxones endémicos recientemente descritos gracias al intenso trabajo de campo de algunos especialistas en varias familias o géneros. Esto incluye 11 ***Coreopsis*** spp. y seis ***Verbesina***

spp. (Asteraceae) por A. Sagástegui A. y colaboradores; cinco ***Lysipomia*** spp. (Campanulaceae) por T. Ayers; seis taxones de Loasaceae (incluyendo un género nuevo) por M. Weigend; nueve taxones de ***Calceolaria*** por U. Molau; y ocho especies de ***Larnax*** por S. Leiva. Más aún, el número de taxones endémicos para un solo Departamento tambien subestima la cantidad de especies raras o localizadas, debido a que muchos de estos cruzan las fronteras departamentales.

En cuanto a la distribución de las especies endémicas en relación al habitat, los bosques montanos húmedos tienen el mayor porcentaje de endemismos. Esto puede atribuirse a la alta diversidad de especies de los bosques, y al carácter fragmentado de este habitat, el cual induce la especiación através de aislamiento geográfico.

Entre los remanentes de bosque, aquellos con el mayor número de taxones endémicos son Bosque Cutervo (32 spp., de las cuales 28 solo se encuentran aqui), Bosque El Pargo, Prov. Chota, entre Llama y Huambos (13 spp.), Bosque Cachil (13 spp.), Bosque Monteseco, incluyendo Hacienda Taulis (11 spp.), y Guzmango (10 spp.) (Figura 1). Todos los bosques son de la vertiente oeste de los Andes excepto Bosque Cutervo, el cual se considera relacionado con las florestas "ceja de la montaña" de la vertiente este de los Andes (López 1971).

Aunque los bosques tienen el número más alto de taxones endémicos, es interesante notar que los tres géneros monotípicos descritos para Cajamarca se encontraran en formaciones secas estacionales de la vertiente oeste de los Andes. Dos de los géneros, ***Caxamarca*** (Asteraceae) y ***Xylopodia*** (Loasaceae), ambos descritos en los últimos dos años, se encontraron simpatricamente en la Prov. Contumazá (Dillon & Sagástegui 1999, Weigend 1997). Ambos son característicos por presentar órganos subterráneos de almacenamiento. El tercer género, ***Schistonema*** (Asclepiadaceae), una trepadora subarbustiva, se colectó en 1915, en una formación abierta abajo de Santa Cruz, en asociación con ***Evolvulus magnus*** Helwig, y ***Cnidoscolus pyrophorus*** (Pax) J. F. Macbr., y ***Puya isabellina*** Mez (ésta tampoco colectada después de 1915). Sin embargo, seria bueno verificar la validéz y distribución de esta especie, ya que las asclepiadáceas peruanas han sido poco estudiadas.

Gouania axillaris M. C. Johnst. (Rhamnaceae) es también de interés taxonómico especial, conocida solamente de un bosque seco cerca del valle Marañón. Johnston (1988) afirma que la especie es tan distinta que tal vez deberia ser ubicada en su propio género. Finalmente, la especie ***Centradeniastrum roseum*** Cogn. (Melastomataceae), registrada para tres remanentes de bosque húmedo en Cajamarca, pertenece a un género de solamente dos especies, del cual la otra especie es endémica de Colombia (Almeda 1997).

En relación a los 45 taxones no colectados en los últimos 50 años, surgen algunas observaciones interesantes. Como era de esperarse, muchos de ellos tienen identidad incierta debido al material tipo inaccesible, o debido a que son miembros de grupos taxonomicamente descuidados. No obstante, considerando solamente los 22 taxones de este grupo que parecen estar bien fundamentados, casi todos ocurren en áreas poco accesibles del este y norte de Cajamarca, concentrandose en algunas pocas localidades.

(1) Ocho de estos taxones (y 3-4 taxones de status dubio) se colectaron en Tambillo,

Bosque Cutervo, por Konstantin Jelski (ca. 1878) o Antonio Raimondi (ca. 1879): ***Ilex jelski, Ilex trachyphylla, Chaetocalyx platycarpa, Xylosma raimondii, Persea raimondii, Banisteriopsis peruviana, Roupala spicata, Symplocos mezii.***

(2) Tres taxones se colectaron cerca de Cutervo en jalca por Raimondi (ca. 1879): ***Lysipomia globularis, L. hirta, Valeriana costata.***

(3) Tres taxones fueron colectados por Weberbauer en 1915 en alrededores del Río Llaucano cerca de su confluencia con el Marañón: ***Jacquemontia caudata, J. peruviana, Eugenia curvipilosa.***

(4) Tres especies leñosas de bosque seco fueron colectadas en "Jaén de Bracamoros," un poblado que fue abandonado, localizado por Weberbauer (1945, p. 31) en Prov. Jaén, cerca de la desembocadura del Río Chinchipe: ***Cinchona scrobiculata, Pradosia argentea, Esenbeckia cornuta***. Se colectaron las dos primeras por Humboldt & Bonpland en 1802, y la última por Warscewicz ca. 1851.

(5) Tres especies fueron colectadas en los alrededores de la ciudad de Jaén: ***Sporobolus mirabilis*** (N de Jaén), ***Cordia mollissima*** (O de Jaén), y ***Jatropha humboldtiana*** (NO de Jaén, en Bellavista).

(6) Las tres especies restantes (***Puya isabellina, Dioscorea callacatensis, Agarista bracamorensis)*** son de localidades dispersas.

Algunas de estas localidades, tales como "Jaén de Bracamoros" y el Río Llaucano, han sido poco colectadas recientemente. Sin embargo, Bosque Cutervo ha sido relativamente bien colectado. Es perturbante que por lo menos ocho especies endémicas de esta área, incluyendo siete leñosas, no han sido reportadas en 120 años.

Las Angiospermas endémicas del Depto. de Cajamarca, Perú

Especies conocidas solamente de una localidad se indican con (*). Especies de validéz o distribución dudosa son indicadas con (?). Para especies que no han sido colectadas desde 1950 el año de la última colecta aparece después del nombre. El tipo de hábitat se indica después de las exsicatas como **(B)** - bosques o arbustales húmedos; **(J)** - jalca o lugares rocosos y abiertos; **(S-E)** - valles secos de la cuenca del Río Marañón; **(S-O)** - formaciones secas de la vertiente oeste, al sur del Río Huancabamba (Río Chamaya).

Especies de hábitat **(B)** y **(S-O)**, ocurriendo al sur del Río Chamaya, se mapean en Figura 1, las de **(J)** en Figura 2, y las de **(S-E)**, al sur del Río Chamaya en Figura 3. Todas las especies de las Provincias Jaén y San Ignacio se mapearon juntas en Figura. 4. Las abreviaciones de las familias en las leyendas están de acuerdo con Weber (1982).

Especies o combinaciones nuevas desde la publicación del *Cat. Fl. Perú* aparecen con cita bibliográfica completa. Se citan también nuevas monografías y revisiones.

AMARYLLIDACEAE

Revisado por A. Meerow (FLAS), 1999

Eucrosia calendulina Meerow & Sagástegui, Sida 17(4): 761. 1997.

Prov. Contumazá: Bosque de Cachil, 2400-2500 m, *Sagástegui 15428* (tipo), *15818*; km 5 Cascas-Contumazá, 1420 m, *Dillon 6061*; ca. Guzmango, 2600 m, *Sagástegui 14075*. **(B)**

****Eucrosia tubiflora*** Meerow

Prov. Jaén, km 22 Jaén-Tamborapa, 550 m, 3 Oct 1964, *Hutchison & Wright 6738*. **(S-E)**

Leptochiton [or ***Lepidochiton] helianthus*** (Ravenna) Gereau & Meerow

Prov. Contumazá/Cajamarca: Ca. de Magdalena, *Sánchez s.n.* (tipo); Prov. Contumazá, Santiago (Guzmango), 2200 m, *Sagástegui 15456*; Andaloy (San Benito-Yetón), 2000 m, Feb 1995, *Sagástegui 15497*. **(B)**

Rauhia multiflora (Kunth) Ravenna

Prov. Jaén: Colasay, *Humboldt & Bonpland s.n.* (tipo), valle del Río Marañón entre Bellavista y boca del Río Chinchipe, 500 m, *Weberbauer 6225;* Jaén-Bellavista, Oct 1956, *Rauh 329*. **(S-E)**

Stenomesson incarnatum (Kunth) Baker

Notas: Erróneamente citada de Cuzco en *Cat. Fl. Perú*. Conocida de Ecuador, pero no colectada allí desde 1945 (Meerow 1990).

Prov. Cutervo, 10-15 km N de San Andrés, *Gentry 61537*. Prov. Contumazá, Bosque de Cachil, 2500 m, *Sagástegui 14474, 14810*. Prov. Santa Cruz, Chancay, 1900 m, *Mostacero 1771*. **(B)**

Stenomesson mirabile Ravenna

Prov. Contumazá, Cerro Chungarrán, Guzmango, 2900 m, Aug 1960, *Sagástegui 3387* (tipo); Bosque de Cachil, 2400 m, Sep 1991, *Sagástegui 14474*; arriba de Guzmango, borde de riachuelo, 2650 m, May 1997, *Leiva 2000*. **(B)**

****Stenomesson parvulum*** Ravenna

Prov. Cajamarca, near Choropampa [San Juan-Magdalena], Dec 1983, *Ravenna 2901* (tipo cult.) **(J)**

****Stenomesson sunchubambae*** Ravenna

Prov. Cajamarca, Sunchubamba, Jul 1973, *Ravenna 2094*. **(J)**

****Stenomesson weberbaueri*** (Vargas) Ravenna, Onira 1(2): 20. 1988. Basiónimo: *Urceolina weberbaueri* Vargas

Prov. Hualgayoc, cerca a Bambamarca, 2900-3000 m, *Vargas 22029* (tipo cult.) **(J)**

ANACARDIACEAE

Mauria trichothyrsa Loesener **[1904]**

Chota, ca. Lajas, 2500 m, 1904, *Weberbauer 4218* (tipo). **(B)**

AQUIFOLIACEAE

Ref.: Loizeau (1994).

Ilex jelskii Zahlbr. **[1878]**

Prov. Cutervo, Tambillo, Aug 1878, *Jelski 37* (tipo). **(B)**

Ilex lilianeae Loizeau & Spichiger, Boissiera 48(1): 208. 1994.

Prov. Celendín, km 3-10 Celendín-Balsas, 2700-2900 m, Jul 1983, *D. Smith & I. Sánchez 4309* (tipo) **(S-E)**

Ilex trachyphylla Loesener **[1878]**

Cutervo, Shanyn [ca. de Tambillo, *fide* Stephens & Traylor 1983], ca. 1878, *Jelski 1176* (tipo). **(B)**

ARALIACEAE

Ref.: Borchsenius (1997).

*?**Oreopanax cissoides*** Harms **[1879]**

Nota: Posiblemente un nombre más antiguo para *Oreopanax trifidus* Borchs., Nord. J. Bot. 17: 393. 1997. Esta se conoce de la Prov. de Chota (*Sagástegui 14048*), así como de Loja, Ecuador.

Prov. Chota/Cutervo, Chota-Cutervo, Jun 1879, *Raimondi 3481*. Prov. Chota, Montán-Chota, *Raimondi 1029,1037*. **(B)**

*?***Oreopanax deinocephalus*** Harms **[1904]**

Nota: Posiblemente un sinónimo de la especie simpatrico *O. jelskii* Szyszyl. (= *O. andreanus* March, Borchsenius, com. pers.).

Prov. Chota, O. de Huambos, 3100-3200 m, May 1904, *Weberbauer 4193* (tipo). **(B)**

?Oreopanax sp. nov.

Nota: Especie no reconocida por Borchsenius (com. pers., 1994).

Prov. Cutervo, San Andrés - Río Suro, 2400 m, *Sánchez 6063*. **(B)**

***Schefflera* sp. nov. inéd.** (D. Frodin, com. pers. 1996)

Prov. Chota, Querocoto-La Granja, 2300 m, Aug 1994, *Leiva 1437*. **(B)**

ASCLEPIADACEAE

Nota: La mayoría de nuestro material de esta familia no está identificado, y por eso es difícil evaluar las distribuciones verdaderas de estas especies.

Cynanchum calycinum (Schltr.) Morillo, Ernstia n.s. 2(3-4): 68. 1992. Basiónimo:

Metastelma calycinum Schltr.

Prov. Jaén, Boca del Rio Chinchipe, 400-500 m, May 1912, *Weberbauer 6227* (tipo); Santa Rosa, Apr 1960, *Woytkowski 5711*; Jaén - Santa Cruz, Jun 1966, *Edwin & Schunke-V. 3706*. **(S-E)**

****Gonolobus sagasteguii*** Morillo.

Prov. Contumazá, Lledén, 2100 m, Nov 1979, *Sagástegui 9413* (tipo). **(B)**

****Matelea marginata*** Morillo.

Prov. San Miguel, Hacienda Taulis, 1900 m, Aug 1964, *Hutchison & Bismarck 6332*. **(B)**

****Matelea woytkowskii*** Morillo

Prov. Jaén, Santa Rosa, 1200 m, April 1960, *Woytkowski 5694* (tipo). **(S-E)**

****Schistonema weberbaueri*** Schltr. **[1904]**

Nota: Género monotípico; verificación taxonómica necesaria.

Prov. Santa Cruz, abajo de Santa Cruz, May 1904, *Weberbauer 4145* (tipo). **(S-O)**

ASTERACEAE

Revisado por M. Dillon (F), 1999

La lista siguiente incluye solamente cambios y adiciones a la flora endémica de Cajamarca después del *Cat. Fl. Perú*. Un total de 84 especies, 5 variedades, y una forma son registradas como endémicas de Cajamarca.

Caxamarca sanchezii Dillon & Sagást., Novon 9: 156-161. 1999.

Chuquiraga oblongifolia Sagást., & Sánchez Vega, Arnaldoa 1(2): 1-4. 1991.

Coreopsis cajamarcana Sagást. & Sánchez, Bol. Soc. Bot. La Libertad 15(1): 23-28. 1989

Coreopsis canescentifolia Sagást., Bol. Soc. Bot. La Libertad 14(1): 49-53. 1988

Coreopsis dentifolia Sánchez, Sagást. & Crawford, Arnaldoa 2(2): 37. 1994.

Coreopsis dilloniana Sánchez, Sagást. & Crawford, Arnaldoa 2(2): 40. 1994.

Coreopsis ferreyrae Sagást. & Sánchez, Bol. Soc. Bot. La Libertad 15(1): 23-28. 1989

Coreopsis helleborifolia Sánchez, Sagást. & Crawford, Arnaldoa 2(2): 42. 1994.

Coreopsis notha Blake & Sherff ex Sherff (Endémica de Perú)

Coreopsis woytkowskii Sherff (Solamente de CA; también citada de AM en *Cat. Fl. Perú*)

Critoniopsis cajamarcensis (H. Rob.) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 610. 1993. Basiónimo: *Vernonia cajamarcensis* H. Rob.

Critoniopsis quillonensis H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 620. 1993.

Critoniopsis sagasteguii (Dillon) H. Rob., Proc. Biol. Soc. Wash. 106: 621. 1993. Basiónimo: *Vernonia sagasteguii* Dillon

Critoniopsis oblongifolia Sagást. & M.O. Dillon, Arnaldoa 5(1): 20. 1998.

Cuatrecasanthus jelski (Hieron.) H. Robinson (Endémica de Perú)

?***Oliganthes jelskii*** Hieron. (sp. incertae sedis; Endémica de Perú)

Trichocline beckeri H. Robinson = ***Trichocline peruviana*** Hieron., no endémica

Tridax cajamarcensis H. Rob., Phytologia 82(1): 61. 1997.

Trixis montesecoensis Sagást. & Dillon, Arnaldoa 1(3): 9. 1993.

Verbesina brunnea Sagást. & Quipuscoa, Arnaldoa 5(1): 38. 1998.

Verbesina capituliparva Sagást., Arnaldoa 4(1): 10. 1996.

Verbesina leivae Sagást. & Quipuscoa, Arnaldoa 5(1): 42. 1998.

BEGONIACEAE

Begonia weberbaueri Irmscher

Prov. Contumazá, Cascabamba, 3600 m, May 1990, *Sagástegui 14323*; ruta a Cascas, cerca de Contumazá, 2600 m, Apr 1992, *Sagástegui 14559*; Contumazá-Cruz del Hueco [Contumazá-Cascas], 2800 m, May 1981, *Sagástegui 9943*; Prov. San Pablo, ca. San Pablo, 2370 m, Apr 1995, *Sagástegui 15608*; *id. loc.*, 2400-2700 m, Apr 1904, *Weberbauer 3824* (tipo). **(B)**

***Begonia* sp. nov. inéd.**

Prov. Cutervo, San Andrés, 2100 m, Oct 1987, *Sánchez 4471*. **(B)**

BOMBACACEAE

?***Ceiba integrifolia*** (Ulbr.) Ravenna, Onira 3(15): 46. 1998. *Chorisia integrifolia* Ulbr.

Nota: Tratado por Gibbs et al. (1988) como un sinónimo de *Ceiba insignis* (Kunth) Gibbs & Semir, pero Ravenna (1998) la distingue por el hábito enano y flores pequeñas.

Prov. Jaén, ca. de Jaén, 900 m, Apr 1912, *Weberbauer 6195* (tipo). **(S-E)**

BORAGINACEAE

Cordia mollissima Killip **[1912]**

Nota: Este nombre ha sido erroneamente aplicado a *C. buddleoides* Rusby.

Prov. Jaén, montañas al O de Jaén, 1200-1300 m, Apr 1912, *Weberbauer 6202* (F,US). **(B)**

Hackelia andicola (Krause) Brand **[1904]**

Prov. Cajamarca/Hualgayoc, Cajamarca-Hualgayoc, 4100 m, June 1904, *Weberbauer 4230* (tipo). **(J)**

Heliotropium sect. ***Heliothamnus***, sp. nov. inéd.

Prov. Santa Cruz, Bosque Monteseco, 1800-2200 m, May 1987, *Santisteban & Guevara 74, 124*. **(B)**

****Pitcairnia subfuscopetala*** Rauh & Hebding

Prov. Jaén, Chamaya, 700 m, Aug 1970, *Rauh 24416*. **(S-E)**

****Puya gerd-muelleri*** W. Weber

Prov. Cajamarca, Paso entre Cajamarca y San Juan, 3800 m, *Gutte & Mueller 8890* (tipo). **(J)**

****Puya isabellina*** Mez **[1904]**

Prov. Santa Cruz, abajo de Santa Cruz, 1300 m, May 1904, *Weberbauer 4144* (tipo).**(S-O)**

Puya mima L.B. Sm. & Read

Prov. Cajamarca, km 148 San Juan - Cajamarca, 2700 m, 1985, *Sánchez 3860*. Prov. Chota, alrededores de Paccha, 2550 m, Jul 1993, *Sánchez 6557*. Prov. Jaén, San Felipe, al NE del pueblo, 1920-1950 m, 2 Oct 1964 [no 10 Feb como citada en publ.], *Hutchison 18109* (tipo cult.) **(B)**

****Tillandsia cajamarcensis*** Rauh

Prov. Cajamarca, ca. Cajamarca, 2800 m, *Rauh 24305a* (tipo). **(J)**

****Tillandsia carnosa*** var. ***longispicata*** Rauh

Prov. Jaén, Pucara, 500 m, *Rauh 14418* (tipo). **(S-E)**

****Tillandsia chiletensis*** Rauh

Prov. Contumazá, ca. Chilete, 2000 m, *Rauh 24256/a* (tipo). **(S-O)**

****Tillandsia gutteana*** W. Weber

Prov. Cajamarca, Cumbe Mayo, 3700 m, Sep 1974, *Gutte & Gutte 3948*. **(J)**

Tillandsia hildae Rauh

Prov. Jaén, valle del Río Chamaya, 1100 m, Sep 1970, *Rauh 24319*; km 113 Acapulco-Pucará, Rio Huancabamba, Jan 1964, *Hutchison & Wright 3516*. **(S-E)**

****Tillandsia krukoffiana*** var. ***piepenbringii*** Rauh

Prov. Chota, Carhuaquero-Llama, 500 m, Sep 1973, *Rauh 35343*. **(B)**

Tillandsia latifolia var. ***leucophylla*** Rauh

Prov. Santa Cruz, Río Chancay cerca de Santa Cruz, 600-800 m, *Rauh 35340* (tipo), *id loc., P. Koide 880264*. Prov. Chota, Llama-Huambos, *Rauh 24213*. **(B)**

Tillandsia macbrideana var. ***longifolia*** Rauh

Prov. Cajamarca, km 25 Cajamarca-Cajabamba, 2500 m, July 1970, *Rauh 53755* (tipo); km 12 Cajamarca-Pacasmayo, 3000 m, May 1985, *Sánchez 3835*; Namora- Matara, 2800 m, May 1988, *Sánchez 4795*. **(S-E)**

Tillandsia mima* var. ***chiletensis* Rauh

Prov. Contumazá, ca. Chilete, 800 m, *Rauh 40007*. **(S-O)**

Tillandsia peruviana J. R. Grant, nom. nov., Phytologia 75: 170-175. 1993. Basiónimo: *Vriesea sagasteguii* L.B. Sm., non *Tillandsia sagasteguii* L.B. Sm.

Prov. Jaén, valle del Río Huancabamba, Aug 1967, *Rauh 20059*. Prov. Santa Cruz, Catache - Santa Cruz, 20 May 1965, *López & Sagástegui 5175* (tipo). **(S-O)**

**Tillandsia pucaraensis* Ehlers

Prov. Jaén, ca. Pucará, 1200 m, July 1979, *Ehlers P7953*. **(S-E)**

Tillandsia teres L.B. Sm.

Prov. Chota, Cumbil-Llama, 750-800 m, May 1965, *López & Sagástegui 5541* (tipo); *id loc.*, *Rauh 24214*. Prov. Santa Cruz, Catache-Cumbil, May 1965, *López & Sagástegui 5192*. **(B)**

BRUNELLIACEAE

**Brunellia cutervensis* Cuatrecasas

Prov. Cutervo, Parque Nacional Cutervo, San Andrés-Santo Tomás, 2270 m, Oct 1986, *Diaz 2123;* San Andrés-Socota, 2700 m, Jul 1967, *López 6709* (tipo). **(B)**

CACTACEAE

Nota: La información siguiente se obtuvo del *Cat. Fl. Perú*, de descripciones originales, y del catálogo de las colecciones de Ritter (Eggli et al. 1995).

**Armatocereus rupicola* F. Ritter

Prov. San Miguel, al O de San Miguel, 2000 m, *Ritter 1318*. **(S-O)**

Borzicactus plagiostoma (Vaupel) Britton & Rose

Prov. San Miguel, San Miguel, 2200 m, *Weberbauer 3906* (tipo). Prov. San Pablo, Sangal, May 1957, *Ritter 577*. **(S-O)**

Borzicactus purpureus F. Ritter

Prov. Cajamarca, San Juan, 1960, *Ritter s.n.* (tipo); al E de Chilete, *Ritter 577a*. **(S-O)**

**Browningia albiceps* F. Ritter

Prov. San Miguel, La Florida, 1000 m, *Ritter 1319* (tipo); al O de Hacienda La Florida, 1200 m, *Ritter SGO125127*. **(S-O)**

Browningia altissima (F. Ritter) F. Buxbaum

Prov. Jaén, Bellavista, Aug 1956, *Ritter 291*, (tipo); abajo de Pucará, *Ritter*, *SGO121964*. **(S-E)**

**Calymmanthium substerile* F. Ritter

Prov. Jaén, valle del Huancabamba, Pucará, Aug 1954, *Ritter 315*. **(S-E)**

Espostoa lanianuligera F. Ritter

[Prov. Cajamarca?], S de Cajamarca, 1963, *Ritter 660* (tipo), Prov. Cajabamba, Puente Crisnejas, 1957, *Ritter s.n.* **(S-E)**

Espostoa superba F. Ritter

Prov. Jaén, Bellavista, Aug 1956, *Ritter 572* (tipo) **(S-E)**

****Haageocereus zangalensis*** F. Ritter

Prov. San Pablo, abajo de Sangal, 2000 m, 1960, *Ritter 1074* (tipo) **(S-O)**

Lasiocereus rupicola F. Ritter

Prov. San Marcos, San Marcos, 1957, *Ritter 661* (tipo); Prov. Cajabamba, Puente Crisnejas, *Ritter s.n.* **(S-E)**

Matucana aureiflora F. Ritter

Prov. Cajamarca, Cajamarca, *Ritter 1310* (tipo), Baños del Inca, *Ritter s.n.* **(S-E)**

****Matucana fruticosa*** F. Ritter

Prov. Cajamarca, San Juan, 1964, *Ritter 1307* (tipo), arriba de San Juan, Jul 1964, *Ritter s.n.* **(S-E)**

Matucana huagalensis (Donald & A. Lau) Bregman

Referencia n.v.; tipo reportado de Depto. Cajamarca.

?***Matucana intertexta*** F. Ritter

Nota: Hunt (1992) acepta esta especie, pero trata los sinónimos homeotípicos *Borzicactus intertextus* (F. Ritter) Donald y *Submatucana intertexta* (F. Ritter) Backeberg como sinónimos de *M. aurantiaca* (Vaupel) Buxbaum.

Prov. Cajabamba, Puente Crisnejas, *Ritter 693* (tipo); Prov. San Marcos (?), Cajamarca-Cajabamba, km 50 , *Ritter s.n.* **(S-E)**

Matucana pujupatii (Donald & A. Lau) Bregman

Nota: Hunt (1992) la trata como un posible híbrido derivado de *M. madisoniorum*. (*fide Cat. Fl. Perú*). Referencia n.v.; tipo reportada de Depto. Cajamarca.

*?***Monvillea jaenensis*** Rauh & Backeberg

Nota: Hunt (1992) acepta esta especie provisionalmente con la anotación *cf. Cereus amazonicus*.

Prov. Jaén, Chamaya - Jaén, 600 m, 1956, *Rauh K78*. **(S-E)**

Weberbauerocereus johnsonii F. Ritter

Prov. San Pablo, Sangal, July 1956, *Ritter 570* (tipo); abajo de San Pablo, *Ritter s.n.* Prov. Contumazá, arriba de Cascas, *Ritter s.n.* Prov. San Miguel, 44 km al O de San Miguel, *Ritter s.n.* **(S-O)**

CAMPANULACEAE

Revisado por T. Lammers (F), y T. Ayers (NAU).

Nota: Se describirán todas las *Lysipomia spp. nov.* por T. Ayers (com. pers. 5/99).

***Centropogon bruneo-tomentosus** E. Wimmer

Prov. Chota, Llama-Huambos (Bosque El Pargo), 3000 m, Aug 1994, *Leiva 1532; id. loc., Raimondi 12036* (tipo). **(B)**

***Centropogon dillonii** Lammers, Brittonia 50: 243. 1998.

Prov. Cutervo, San Andrés de Cutervo, 2300-2550 m, Nov 1990, *Dillon et al. 6117.* **(B)**

***Lysipomia globularis** E. Wimmer **[1879]**

Prov. Cutervo, *Raimondi 4694* (tipo).**(J)**

***Lysipomia hirta** E. Wimmer **[1879]**

Prov. Cutervo, *Raimondi 3161a* (tipo). **(J)**

***Lysipomia** sp. nov. A

Prov. Cajamarca, Carretera Cajamarca-Hualgayoc, Km 50, Lagunas las Comprertas, 78° 37' W, 6°55'S, 3900 m, Dec 1996, *Sánchez 8728*; Prov. Celendín, Jalca de Kumulca, 3300 m, Aug 1984, *Sagástegui, et al. 12243*; *id. loc.*, 3750 m, May 1997, *Sánchez 8867.* **(J)**

***Lysipomia** sp. nov. B

Prov. Cajamarca, Carretera a Shanta Alta, 10 km E de la carretera Cajamarca-Hualgayoc, ca 32 km al N de Cajamarca, 78°34'W, 3900 m, Dec 1996, *Sánchez 8743.* **(J)**

***Lysipomia** sp. nov. C

Prov. Cajamarca, Cerro Piedras Gachas, 3820 m, Abr 1994, *Sánchez y Cabanillas 7018.* **(J)**

***Lysipomia** sp. nov. D

Prov. Cajamarca, La Shioclla [km 40 Cajamarca-Hualgayoc], 3500-3700 m, Jun 1971, *Sánchez 783*; Jul 1977, *Sánchez 2041*; Cajamarca-Bambamarca, 55 km N of Cajamarca, 3750 m, Jun 1984, *Smith and Sánchez 7435*; Carretera Cajamarca-Hualgayoc, Km 50, Lagunas las Comprertas, 3900 m, Dec 1996, *Sánchez 8731, 8732*; Carretera Cajamarca-Hualgayoc, 3 km E de la carretera aprox Km 50, un desvío a Las Lagunitas, 3900 m, Dec 1996, *Sánchez 8740, 8741*; Kumulca, 3750 m, May 1997, *Sánchez 8868.* **(J)**

***Lysipomia sp. nov. E**

Prov. Celendín, Jalca de Kumulca, 3300 m, Aug 1984, *Sagástegui et al. 12240*; *id. loc.*, 3750 m, May 1997, *Sánchez 8869.* **(J)**

***Siphocampylus sanchezii** Lammers, Brittonia 50: 237. 1998.

Prov. Chota, Paccha-El Chadin, 2300 m, Jul 1993, *Sánchez* 6579. **(B)**

CARYOPHYLLACEAE

Paronychia fusciflora Chaudhri

Prov. Cajamarca, Sunchubamba, 4000 m, 11 Jun 1957, *Ellenberg 1960* (tipo). **(J)**

?Scleranthus peruvianus Muschler **[1904]**

Nota: De acuerdo a Macbride (1937), Mattfeld anotó el tipo en Berlin como *Arenaria sp.*

Prov. Hualgayoc, Abra de Coymolache, 4000 m, 11 May 1904, *Weberbauer 3985* (tipo). **(J)**

?Silene muschleri Bocquet **[1904]**

Nota: Este nombre se basó en *Melandrium macrocalyx* Muschler, pero Bocquet no vió el tipo, y la trató como una *sp. incertae sedis*.

Prov. Hualgayoc, Hualgayoc, 3100 m, May 1904, *Weberbauer 4015* (tipo). **(J)**

CLUSIACEAE

Nota: Muchas Clusiáceas ocurren en remanentes de bosques montanos de Cajamarca, pero la mayor parte del material no está identificado. Esta familia en Perú necesita urgentemente una revisión.

Clusia cajamarcensis Engler

Prov. Hualgayoc, Chugur, 2700-2900 m, May 1904, *Weberbauer 4103* (syntype, staminate). Prov. Chota, al O de Huambos, 3000 m, May 1902, *Weberbauer 4158* (syntype, pistillate); Llama-Huambos, Bosque El Pargo, 3000 m, Sep 1991, *Gentry 74537*. **(B)**

CONVOLVULACEAE

?Evolvulus magnus Helwig **[1904]**

Nota: Esta especie y la siguiente, junto con *E. peruvianus* Helwig (Dpto. Amazonas) fueron consideradas por Macbride (1959) como probablemente el mismo taxon. Algunos ejemplares de este complejo de Cajamarca (distinguidos por su hábito erecto, pubescencia serícea, y pedicelos cortos) han sido determinados por D. F. Austin como *Evolvulus argyreus* Choisy, una especie ecuatoriana. Se necesita más estudio taxonómico.

Prov. Santa Cruz, abajo de Santa Cruz, 1300-2000 m, May 1904, *Weberbauer 4125* (tipo). **(S-O)**

?Evolvulus weberbaueri Helwig **[1912]**

Prov. San Ignacio, pastizales montañas entre Tabaconas y el Marañón [= los cerros al N del Río Tabaconas, arriba del Río Chinchipe?], 1000 m, May 1912, *Weberbauer 6237*; Río Shumba - Jaén, 700-800 m, Apr 1912, *Weberbauer 6187*. **(S-E)**

Jacquemontia caudata Helwig **[1915]**

Nota: Este taxon y el siguiente fueron colectados en localidades similares, probablemente al mismo tiempo. Tienen lóbulos del cáliz alargados con puntas setáceas, aunque *J. caudata* tiene una inflorescencia más condensada. Son posiblemente sinónimos, pero ninguno ha sido colectado después del material tipo.

Prov. Chota (Cutervo), valle del Río Llaucano, 1600 m, [May-Jun 1915], *Weberbauer s.n.* (tipo). **(S-E)**

Jacquemontia peruviana Helwig **[1915]**

Prov. Chota, Pion, Marañón valley, 1300 m, Jun 1915, *Weberbauer 7139* (tipo). **(S-E)**

Jacquemontia sp. nov. inéd.

Nota: Esta especie de sitios húmedos perturbados se asemeja a *J. peruviana*, pero los sépalos son mucho más cortos. No concuerda con ninguna especie tratada en la Flora de Perú o la Flora de Ecuador (Austin 1982).

Prov. Jaén, Shumba, May 1987, *Llatas 2201*; Prov. San Ignacio, San Ignacio, 1800 m, Jun 1993, *Llatas 9171*. **(B)**

CUNONIACEAE

*?***Weinmannia cutervensis*** Cuatr.

Nota: Ubicada en sinonimia de *W. jelskii* Szyszyl. por Bernardi (1963), pero aceptada por el *Cat. Fl. Perú*.

Prov. Cutervo, Cerros de Cutervo, 2000-2500 m, Aug 1946, *Ferreyra 830*. **(B)**

DIOSCOREACEAE

Ref.: Ayala (1998).

Dioscorea andromedusae O. Téllez-Valdez, Brittonia 48(1): 100-103. 1996.

Prov. Cutervo, Alrededores de Gruta San Andrés, 2460 m, Nov 1986, *Mostacero 1691* (tipo); parte NO de la Cordillera Tarros, Sector Chorro Blanco, 2650 m, Nov 1990, *Dillon 6149*. **(B)**

Dioscorea callacatensis Knuth **[1879]**

Nota: Esta especie se omitió por error en el mapa.

Prov. Cutervo, Callacate [Valle del Río Chotano, ca 12 km de Cutervo, *fide* Stephens & Traylor 1983], *Raimondi 5631*. **(B)**

Dioscorea weberbaueri Knuth

Prov. San Pablo, arriba de San Pablo, 2500 m, *Weberbauer 3834* (tipo). Prov. Contumazá, Sta Cruz de Toledo arriba de Contumazá, *Sagástegui 6108* (det. F. Ayala). Prov. Chota, km 6-8 Chota-Tacabamba, 2650 m, Feb 1983, *Smith & Vasquez 3607* (det. O. Téllez). **(B)**

ERICACEAE

Revisado por J. Luteyn (NY), May 1999

Agarista bracamorensis G. Don **[1802]**

Nota: Judd (1995) especula que esta especie pudiera estar extincta.

Prov. Jaén, cerca de San Felipe y el Páramo de Yamoca, ca 2350 m, Aug 1802, *Bonpland 3564* (tipo) **(B)**

Ceratostema rauhii Luteyn

Nota: Erroneamente citada para el Depto. Lambayeque en la etiqueta de colecta y en la publicación. *Ceratostema callistum* A.C. Smith, descrita de la misma localidad, también es erroneamente citada para Lambayeque. Sin embargo, *C. callistum* ha sido registrada también para Piura (Huancabamba).

Prov. San Miguel, Hda. Taulis, Río Saña, 2200 m, Jun 1990, *Rauh 68468* (tipo). **(B)**

ERYTHROXYLACEAE

Erythroxylum sp. nov. A, inéd.

Nota: Esta especie no descrita, y aún sin colectarse en flor, está relacionada con *E. impressum* O. E. Schulz (T. Plowman, notas no publicadas).

Prov. Jaén, cerca de la confluencia del Río Chunchuca con el Río Chamaya, cerca de Zananga, 520-550 m, Dec-Feb (fr), *Plowman 5520, 14525, Ellenberg 3629.***(S-E)**

Erythroxylum sp. nov. B, inéd.

Nota: Esta especie está relacionada con *E. ligustrinum* DC. de Venezuela. (T. Plowman, notas no publicadas).

Prov. San Ignacio, San José de Lourdes, Villarica, 1650 m, 3 Oct 1986 (fl), *Diaz 2043.* **(B)**

EUPHORBIACEAE

Revisado por G. Webster (DAV), Apr 1999

Cnidoscolus pyrophorus (Pax) J. F. Macbride

Prov. Santa Cruz, abajo de Santa Cruz, 1300-2000 m, May 1904, *Weberbauer 4129* (tipo). Prov. Jaén, 20 km al E de Pucará, 800 m, *Gentry 22738.* **(S-O)**

Dalechampia hutchisoniana Webster

Prov. Celendín, cerca del Río Marañón, frente a Balsas, 800-950 m, *Hutchison & Wright 5446* (tipo); *id. loc.*, 950 m, Apr 1982, *Sánchez 2796.* **(S-E)**

Ditaxis katharinae Pax

Nota: Semejante a *D. macrantha* Pax & Hoffm. de Ecuador, pero considerada distinta, hasta su estudio posterior (G. Webster, com. pers.).

Prov. San Miguel: Los Reyes [Reyes], Chepén - Cajamarca, 1000 m, ca Jan 1905, *Weberbauer 4809, 4810* (types); El Papayo, La Florida, 800 m, Feb 1986, *Llatas 1760.* **(S-O)**

Jatropha humboldtiana McVaugh **[1802]**

Prov. Jaén, Tomependa [cerca de Bellavista], *Humboldt & Bonpland sn* (tipo). **(S-E)**

Stillingia parvifolia Sánchez Vega, Sagástegui & Huft

Prov. Cajamarca, Dtto. Namora, quebrada del rio Llallumayo, 2775 m, Jun 1984, *Sánchez & Ruiz 3618.* **(S-E)**

Chaetocalyx platycarpa (Harms) Rudd **[1878]**

Prov. Cutervo, Tambillo, *Raimondi 6714* (tipo). **(B)**

Chamaecrista glandulosa var. ***balsasana*** Irwin & Barneby

Prov. Celendín, Río Marañón frente a Balsas, 800 m, Jun 1964, *Hutchison & Wright 5428.*(S-E)

Coursetia cajamarcana Lavin

Prov. Celendín, Fila del Marañón (ruta de Celendín), 1200 m, May 1960, *López & Sagástegui 3154* (tipo). **(S-E)**

Dalea ayavacensis var. ***viridescens*** Barneby

Prov. Jaén, Colasay, 1500 m, June 1963, *Woytkowski 8016* (tipo). Prov. Cutervo, Sócota, 1850 m, Jun 1988, *J. Sánchez Vega 445.* **(S-E)**

Dalea glumacea Barneby

Prov. Cajamarca, Distr. de Jesús, La Colpa, 2100 m, 8 May 1965, *Sánchez 326.* **(S-E)**

Dalea isidori Barneby

Prov. Cajamarca, Paso del Gavilán [km 15 km Cajamarca-San Juan], 2850 m, Jul 1987, *I. Sánchez Vega 4448*; Namora-Matara, 2750-2850 m, *Sánchez 3523, 3608, 4797, 4800.* **(S-E)**

Dalea tridactylites Barneby

Prov. Cajabamba, Chancay, May 1973, *Sánchez 1122* (tipo). Prov. Cajamarca, Distr. Llacanora, km 12 Cajamarca-San Marcos, 2500 m, Jun 1980, *J. Sánchez 10-80.* **(S-E)**

Galactia augustii var. ***celendinensis*** Burkart

Prov. Celendín, Gelig-Limón, 2150 m, May 1970, *I. Sánchez & Ruiz 487.* **(S-E)**

*?***Lupinus jelskianus*** C. P. Smith **[1879]**

Nota: Las colectas de *Lupinus* de Cajamarca en F están en su mayoría indeterminadas, por lo que el status endémicos de ambas especies no puede ser confirmado.

Prov. Cutervo, alrededores de Cutervo, Apr 1879, *Jelski 211* (tipo). **(S-E)**

*?***Lupinus storkianus*** C. P. Smith **[1938]**

Prov. Chota, 5 km al E de Huambos, 2500 m, Dec 1938, *Stork & Horton 10201* (tipo). **(B)**

Mimosa ctenodes Barneby

Prov. Celendín, Río Marañón frente a Balsas, 800-1150 m, Mar 1988, *Sánchez 4647; id. loc.,* Feb 1984, *D.N. Smith 6170* (tipo); *id. loc.*, May 1964, *Hutchison & Wright 5434.* Prov. San Marcos, San Marcos - Matara, 2500 m, Feb 1994, *Sagástegui 15162.* **(S-E)**

Senna monilifera Irwin & Barneby, Brittonia 44(2): 226. 1992.

Prov. Cutervo, El Pajonal, San Andres, 2100 m, Jul 1990, *Llatas 2834* (tipo); San Andrés - Las Grutas, 2300 m, Oct 1987, *J. Sánchez 295*. **(B)**

Senna versicolor var. ***heterosperma*** Irwin & Barneby

Prov. Celendín, Río Marañón frente a Balsas, 2900-3000 m, May 1964, *Hutchison & Wright 5306* (tipo). Prov. Chota, ruta La Paccha - Chota, 2900 m, Jul 1993, *J. Cabanillas S. 793*. **(S-E,B)**

FLACOURTIACEAE

Xylosma raimondii Sleumer **[1879]**

Prov. Cutervo, Tambillo, *Jelski 22* (W frag L) (prob. = *Raimondi 3369*). **(B)**

GENTIANACEAE

Gentianella crassicaulis J. Pringle

Prov. Cajamarca/Celendín, Jalca de Kumullca, La Encañada-Celendín, 3500-3730 m, *leg.* May-Jul 1964-1977, *Hutchison & Wright 5122, Sagástegui 8401, Sánchez 421, 1704, 2030, 3538. Sine loc., Lobb s.n.* (tipo). **(J)**

Gentianella raimondiana (Wedd.) J. Pringle

Prov. Cajabamba, orilla de Laguna Yahuarcocha, 4000 m, *Raimondi s.n.* (tipo); Cajabamba - Lucchubamba, 3800 m, Nov 1983, *Sagástegui 11179*. **(J)**

GESNERIACEAE

Nota: Es necesaria verificación taxonómica de ambas especies.

Besleria imberbis Morton

Prov. Cutervo, Tambillo, *Raimondi 5334* (tipo); Parque Nac. Cutervo, ca 10 km al O de San Andrés, 2550 m, Nov 1990, *Dillon 6113*; Dtto. San Andrés, El Molino - La Pucarilla, 2200 m, Oct 1987, *J. Sánchez 340*. **(B)**

Diastema weberbaueri Fritsch **[1912]**

Prov. San Ignacio («Prov. Jaén»), valle del Río Tabaconas cerca de Hda. Charape, 1200-1300 m, Apr 1912, *Weberbauer 6256* (tipo). **(B)**

IRIDACEAE

Hesperoxiphion niveum (Ravenna) Ravenna

Prov. Cajamarca, "on the way to the city of Cajamarca, in the vicinity of Tingo[?], and near San Juan", *Ravenna 95* (tipo cult.). Prov. Contumazá, ca 23 km al S de Contumazá, 2050 m, Apr 1986, *Dillon 4518*. Prov. Santa Cruz, Monte Seco, 2000 m, May 1987, *Sagástegui 12995*. **(B)**

LAMIACEAE

Nota: Las notas taxonómicas de Lamiaceae se basan en el trabajo no publicado de la autora.

?Lepechinia scobina Epling

Notas: (1) Esta especie es cercana a *Lepechinia radula* (Amazonas, Huancavelica,y Huánuco) y puede ser un sinónimo o variedad de esta especie, pero se necesita estudio adicional. (2) Si *L. scobina* es una especie distinta, sería necesaria una combinación nueva, porque *Mesosphaerum salvioides* Zahlbr. es un nombre más viejo de *L. scobina*, basado en el mismo tipo. (3) La información de la distribución de *L. scobina* en el *Cat. Fl. Perú* está equivocada debido a que Hart (1983) aplicó erroneamente el nombre *L. scobina* a una otra especie no determinada (talvez *Lepechinia paniculata* (Kunth) Epling).

Prov. Chota, km 14 Chota-Tacabamba, 2800 m, Feb 1983, *Smith & Vasquez 3544*; Prov. Cutervo, San Andrés, Cutervo-La Pucarilla, 2300-2500 m, Oct 1987 *Sánchez 4553, id. loc.,* Jun 1992, *Sánchez 6356*; Prov. Santa Cruz, Ninabamba, *Raimondi s.n.* (fide Epling); Prov. San Miguel, Nanchó, *Raimondi s.n.* (fide Epling). **(B)**

****Salvia heerii*** Regel

Nota: El reporte de esta especie en Piura en *Cat. Fl. Perú* se basa en una identificación equívoca de *Sagástegui 8259* (*S. hirta* Kunth).

Prov. Chota, Tunaspampa, Llama - Huambos, 2600-2900 m, Apr 1988, *Diaz 2894;* Chota-Cutervo, *Jelski 119.* (Type *Warscewicz s.n., loc. ignota.*) **(B)**

****Salvia styphelus*** Epling

Prov. Cajamarca, La Encañada, 2600-2750 m, Aug 1973, *Sagástegui 7774; id. loc.,* Aug 1984, *Sagástegui 12023;* arriba de La Encañada, 3200 m, Jul 1983, *D.N. Smith 4252; id. loc.,* Nov 1991, *Sánchez 6087;* Baños del Inca, 2650 m, May 1993, *J. Sánchez 539; id. loc.* 2900 m, May 1983, *Sánchez 2945; id. loc.* 2780 m, Jun 1975, *Sánchez 1584*; Abajo de Sexcemayo al O de Cajamarca, 3300 m, Apr 1992, *Sánchez 6131.* **(J)**

Salvia sp. nov. A, inéd.

Prov. Cajamarca, Sexcemayo, 3500 m, Jun 1991, *Sánchez Vega 5747*; Prov. Celendín, E de Paso de Cumullca, 3550 m-3600 m, Nov 1984, *C. Cowan et al. 4423*, May 1970 *Sánchez Vega 469*, May 1984, *Sánchez Vega 3474*, May 1976, *Sagástegui 8409*, Feb 1984, *D. N. Smith 6250*; El Sendamal, 3300 m, Jul 1975, *Sánchez Vega 1691*; Micuypampa, 62 km NE of Cajamarca, Jan 1983, *Dillon et al. 2999.* **(J)**

****Salvia*** sp. nov. B, inéd.

Prov. Hualgayoc, SO de Bambamarca, 2890 m, May 1991, *Sánchez Vega 5690.* **(J)**

****Salvia*** sp. nov. C, inéd.

Prov. Celendín, Dist. Oxamarca, La Chocta, 3300 m, Jun 1993, *Sánchez Vega 617.* **(J)**

****Satureja*** sp. nov. inéd.

Prov. Cutervo, vecindad de Cutervo y Sócota, 1800-2400 m, *López & Sagástegui 5345;* Jun 1983, *Ochoa & Salas 15253;* Feb, 1988, *Gentry et al. 61571.* **(S-E)**

Stachys **sp. nov. inéd.**

Prov. Cajamarca, Dtto. La Encañada, 3100 m, Mar 1967, *Sánchez Vega 261*; Cerro Campanario, 3500 m, Apr 1994, *Sánchez Vega 6977*. Prov. Celendín, Jalca de Kumullca, 3350 m, Aug 1984, *Sagástegui 12052*; Celendín-Cajamarca rd, 3200-3400 m, Feb 1984, *D. N. Smith 6251*. Prov. Hualgayoc, 70 km S of Chota, rd to Cajamarca, 3600 m, Feb 1988, *Gentry et al. 61591*. **(J)**

LAURACEAE

******Persea raimondii* O. Schmidt **[1878]**

Prov. Cutervo, Tambillo, Sep 1878, *Raimondi 3114*. **(B)**

LOASACEAE

Notas: Revisado por M. Weigend (MSB), Apr 1999. La mayoría de los miembros peruanos del género *Loasa* han sido transferidos a *Nasa* (Weigend, 1998).

******Nasa carnea* (Urb. & Gilg.) Weigend, Arnaldoa 5(2): 162. 1998.

Nota: Esta especie se omitió por error en el mapa.

Prov. Hualgayoc, Bambamarca, Chugur, 2700 m, May 1904, *Weberbauer 4082* (tipo). Recientemente re-colectado de la misma localidad (Weigend, com. pers.) **(B)**

******Nasa contumazensis* Weigend, inéd.

Prov. Contumazá, cerca de Contumazá. (Weigend, com. pers.) **(B)**

******Nasa insignis* Weigend & Rodríguez, Arnaldoa 5(2): 154. 1998.

Prov. Santa Cruz, Dist. Catache, Bosque Monte Seco, 1500-1880 m, Jan 1996, *Leiva et al. 1743* (tipo), Mar 1986, *Dillon et al. 4422*, Dec 1984, *Sagástegui et al.12397*. **(B)**

Nasa macrothyrsa (Urb. & Gilg) Weigend, Arnaldoa 5(2): 161. 1998.

Nota: Posiblemente también se encuentra en La Libertad (Usquil) (Weigend, com. pers.).

Prov. San Miguel, abajo de San Miguel, 2400 m, May 1904, *Weberbauer 3907* (tipo); Prov. Cajamarca, km 25 Cajamarca - San Juan, 2600 m, Mar 1997, *Weigend 97/428*. **(B)**

******Nasa pteridophylla* **ssp.** ***geniculata*** Dostert & Weigend, in prep.

Prov. Santa Cruz, Bosque Monte Seco (Weigend, com. pers.) **(B)**

******Nasa urentivelutina* Weigend, in prep.

Prov. Celendín, Abra de Gelig (Weigend, com. pers.) **(S-E)**.

******Xylopodia klaprothioides* Weigend, Nasa and the conquest of South America, pp. 215-216, Munich, 1997.

Nota: Género monotípico.

Prov. Contumazá: Contumazá - Chilete, 2900 m, Feb-Mar 1997, *Weigend 97/450*; May 1998, *Weigend et al. 98/536*. **(S-O)**

LORANTHACEAE

Revisado por J. Kuijt (LEA), 1996

?Aetanthus coriaceus Patschovsky **(1904)**

Nota: J. Kuijt (com. pers., 1996) quien no ha visto el tipo, dice que la descripción evidencia que es un *Aetanthus* verdadero, pero la identidad de la especie es incierta.

Prov. San Miguel, arriba de San Miguel, 2800-3000 m, May 1904, *Weberbauer 3938*. **(B)**

Dendrophthora peruviana Kuijt

Prov. Chota, paso al S de Conchán, 2500 m, Dec 1938, *Stork & Horton 10075*; km 14 Chota-Tacabamba, 2800 m, Feb 1983, *D. N. Smith & Vasquez 3562*; km 18 Chota-Paccha, 2650 m, Jul 1993, *Sánchez 6543*. **(B)**

MALPIGHIACEAE

Banisteriopsis peruviana (Niedenzu) B. Gates **[1878]**

Prov. Cutervo, Tambillo, *Jelski 343*. **(B)**

MALVACEAE

Acaulimalva alismatifolia (Schum. & Hieron.) Krapovickas

Nota: Esta especie es cercana a *A. parnassiifolia* (tipo Chimborazo, Ecuador), la cual también se registra de la Jalca de Kumullca. Sin embargo, no logré ver dos especies distintas en el material de Cajamarca. *A. alismatifolia* es, o un sinónimo de *A. parnassiifolia*, o distinta y endémica de Cajamarca. La especie ecuatoriana no ha sido colectada después del material tipo, por más de cien años, así que si *A. alismatifolia* es un sinónimo de *A. parnassiifolia*, ésta aún pudiera ser endémica de Cajamarca.

Prov. Cajamarca, Cerro Campanario, al NO de Cajamarca, 3500 m, Apr 1994, *Sánchez 6987;* Jalca de Kumullca, 3500-3700 m, Jun 1975, *Sánchez 1621*, May 1977, *Sánchez 2016*, Jul 1995, *Sagástegui 15572*. Prov. Celendín, Challuayaco, 3550 m, May 1984, *Sánchez 3478;* Agua Colorada, 3050 m, May 1976, *Sánchez 1834, Sagástegui 8523.***(J)**

Acaulimalva stuebelii (Hieron.) Krapov.

Prov. Cajamarca, Cerro Sexcemayo, al O de Cajamarca, 3500 m, Apr 1991, *Sánchez 5423*; Huacraruco, 3300 m, Jun 1976, *Sánchez 1886;* La Encañada, 3150 m, Apr 1988, *Sánchez 4729*; La Encañada-Kumullca, 3520 m, Jun 1975, *Sánchez 1612.***(J)**

Acaulimalva sp. nov. inéd.

Prov. Celendín, Jalca de Kumullca, ruta Huanico, km 10, 3600 m, May 1977, *Sánchez 2017, id. loc.*, May 1983, *Sánchez 2947.* **(J)**

Fuertesimalva stipulata (Fryxell) Fryxell, Sida 17(1): 75. 1996. Basiónimo: *Urocarpidium stipulatum* Fryxell.

Prov. Contumazá, Las Chirimoyas, arriba de San Benito, 1400 m, Apr 1987, *Burandt et al. 2333*. **(B)**

Gaya weberbaueri Ulbrich

Nota: Krapovickas (1996) redefinió esta especie, considerandola endémica de la localidad tipo.

Prov. Jaén, valle del Río Huancabamba cerca de Las Huertas [confluencia del Río Chotano], 1100 m, May 1915, *Weberbauer 7118* (tipo); 775 m, Mar 1963, *López 4095.* **(S-E)**

MELASTOMATACEAE

Axinaea sp. nov. A (J. Wurdack, com. pers. 1993)

Prov. Cutervo, Madre Mia, entre El Suro y La Flor, al NO del Parque, 2400 m, Jun 1992, *Sánchez 6320.* **(B)**

Axinaea sp. nov. B (J. Wurdack, com. pers. 1993.)

Prov. Contumazá, El Molino, Cascas-Contumazá, 1800 m, Jun 1983, *Sagástegui 10891;* Bosque de Cachil, 2400-2700 m, Jul 1983, *Sánchez 3164,* Oct 1992, *Sagástegui 14811,* July 1993, *Sagástegui 14929.* **(B)**

Brachyotum cutervoanum Wurdack

Prov. Cutervo, Dtto. San Andrés, La Pucarilla, 2400 m, May 1965, *Sagástegui 5384* (tipo), *id. loc.,* 2350 m, Oct 1987, *Sánchez 4518.* Prov. Chota, Paraguay, cerca de Querocoto, 2260 m, Aug 1994, *Leiva 1418.* **(B)**

Centradeniastrum roseum Cogn.

Prov. Hualgayoc, Chugur, 2800 m, May 1904, *Weberbauer 4086* (tipo). Prov. San Miguel, Bosque de Quellahorco, al E de Tongod, 2700 m, Sep 1991, *Sánchez 5801.* Prov. Santa Cruz, Bosque Monteseco, 2600 m, May 1987, *Santisteban 66.* **(B)**

Centronia sessilifolia Cogn.

Nota: La localidad tipo de esta especie (*Poortman s.n.*, in hb. Drake, P) es «Huacapamba», pero la información puede ser inexacta. Se conoce con certeza solamente de Cajamarca.

Prov. Cutervo, San Andrés, 2300 m, Oct 1987, *I. Sánchez Vega 4531, J. Sánchez 302.* **(B)**

Meriania sp. nov. A

Prov. Santa Cruz, Bosque Monte Seco, 2350 m, Jun 1987, *Santisteban 182.* Prov. San Miguel, abajo de Palmito, 2500 m, Aug 1964, *Hutchison 6393.* **(B)**

Meriania sp. nov. B (J. Wurdack, com. pers. 1993)

Prov. Cutervo, Dist. San Andrés, 2200 m, Jul 1990, *Llatas 2762.* **(B)**

Miconia egregia Wurdack

Prov. Chota, entre La Colmena[ca 6E30'W;79E04'S, *fide* Stephens & Traylor 1983] y Llama, 2700 m, Jul 1943, *Sandeman 4086* (type, K); Tunaspampa, Llama-Huambos, 2600-2900 m, Apr 1988, *Diaz 2881;* Huambos, 3000-3100 m, ca. May 1904, *Weberbauer 4163.* **(B)**

Miconia laciniata Wurdack

Prov. Santa Cruz, Bosque Monteseco, Chorro Blanco, 2000 m, May 1987, *Sagástegui 12994* (tipo). **(B)**

MYRSINACEAE

Geissanthus pyramidatus (Mez) Agostini

Prov. Contumazá, La Trinidad, 2200 m, *Sagástegui 8951;* Bosque de Cachil, 2200 m, *López 9129*. Prov. San Pablo, ca. San Pablo, 2000-2200 m, *Weberbauer 3874* (tipo). **(B)**

MYRTACEAE

Eugenia curvipilosa McVaugh **[1915]**

Prov. Chota, Valle del Río Llaucano, ca. Pión, 1700-1800 m, Jun 1915, *Weberbauer 7137* (tipo). **(S-E)**

Myrcianthes lanosa McVaugh

Prov. Chota, Llama, Jul 1943 *Sandeman 4214* (tipo); 21 km ONO de Huambos, 2700 m, Apr 1993, *Dillon 6429*. **(B)**

?Psidium raimondii Burret

Nota: Tratada como una especie dubia por McVaugh (1958), quien no vió material tipo. Sin embargo, la descripción concuerda bien con una *Psidium* de hojas pequeñas que ocurre en Bosque Cachil y Guzmango (Prov. Contumazá), y cerca de Chancay Baños (Prov. Santa Cruz), determinada por L. Landrum (ASC) como *Psidium cf. arayan* Burret.

Prov. San Miguel, Montaña de Nanchó, [ca. 1878] *Raimondi 4572* (tipo), *3473, 6589*. **(B)**

PIPERACEAE

Nota: Es necesaria la verificación taxonómica de las especies de *Piper*.

Peperomia dolabella Rauh & Kimnach

Prov. Cajamarca, S de Cajamarca, en ruta a Chilete, 2500-2900 m, May 1984, *Kimnach et al. 2888, 2895B.* **(J)**

Peperomia dolabriformis var. ***velutina*** Trelease **[1904]**

Nota: La localidad citada en la publicación es solamente «Prov. Cajamarca». El número de colecta sugiere que esta planta fué colectada entre Paiján y San Pablo. Si la elevación y el Depto. fueran correctos, la planta probablemente se colectó en la parte más sureña de la Prov. Contumazá.

Prov. Contumazá(?), 500-600 m, April 1904, *Weberbauer 3797*. **(B** or **S-O?)**

Peperomia macrorhiza Kunth

Nota: Rauh (1989) reporta que esta especie es frecuente en los alrededores de Cajamarca (Rauh 1989). La colecta de Humboldt podría haber sido de la Prov. Contumazá, entre Magdalena y Contumazá (cf. Sandwith 1968).

Prov. Cajamarca [Contumazá?], entre Cajamarca y Cerro de Centurcagua [Condorcagua?], 1800 m, *Humboldt & Bonpland s.n.* (tipo); Prov. Cajamarca, 25 km al O[?] de Cajamarca, en ruta a Cajabamba, 2700 m, 1983, *K. von Bismarck BGH-68147*. **(J)**

***Piper cajamarcanum** Yuncker

Prov. Jaén, Colasay, 2700 m, Oct 1961, *Woytkowski 7033* (tipo). **(B)**

***Piper mohomoho** C.DC. **[1904]**

Prov. San Pablo, 2400-2700 m, Apr 1904, *Weberbauer 3839* (tipo). **(B)**

***Piper pilosissimum** Yuncker

Prov. Jaén, Colasay, 2500 m, Oct 1961, *Woytkowski 6999* (tipo). **(B)**

***Piper velutinum** Kunth **[1802]**

Prov. Jaén, Zaulaca [Piura?] y San Felipe, *Humboldt & Bonpland 667* (tipo). **(B)**

POACEAE

***Festuca cajamarcae** Pilger

Prov. Hualgayoc, Paso de Coymolache, 4000-4100 m, May 1904, *Weberbauer 3972* (tipo), *id. loc.*, 3900 m, Jun 1980, *Sánchez 2264*. **(J)**

***Muhlenbergia caxamarcensis** Laegaard & *Sánchez* Vega

Prov. Cajamarca, Cumbe Mayo, 3500 m, Mar 1988, *Sánchez 4692*. Prov. Celendín, Micuypampa, km 62 Cajamarca - Celendín, 3600 m, *Renvoize & Laegaard* 4962 (tipo). **(J)**

***Phalaris peruviana** H. Scholz & Gutte

Prov. Cajamarca, Cumbe Mayo 3800 m, 1974, *P. & G. Gutte 4001* (tipo), *id. loc., Gutte & Müller 8717* (citada por Tovar, 1993). **(J)**

***Sporobolus mirabilis** Pilger **[1912]**

Prov. Jaén, Valle del Shumba-Jaén, 700 m, Apr 1912, *Weberbauer 6186* (tipo). **(S-E)**

PROTEACEAE

***Roupala spicata** Baehni **[1904]**

Prov. Chota, Huambos, 2300-2500 m, 1904, *Weberbauer 4192* (tipo). **(B)**

RHAMNACEAE

***Gouania axilliflora** M. C. Johnst.

Prov. Cajabamba, Valle de Condebamba, 2100-2600 m, Feb 1983, *Smith & Vasquez 3396* (tipo). **(S-E)**

RUBIACEAE

Revisado por C. M. Taylor, May 1998

Cinchona scrobiculata H. & B. **[1804]**

Nota: Recientemente extraída de la sinonímia en *C. pubescens* por Andersson (1998).

Prov. Jaén, Jaén de Bracamoros [cerca de la desembocadura del Río Chinchipe, *fide* Weberbauer, 1945], Aug 1802, *Bonpland 3614* (tipo); *id. loc.*, 1804, [Tafalla in] Pavón 584/590 (type of *Cinchona umbellulifera* Pav.). **(S-E)**

?Coussarea longiacuminata Standl. **[1912]**

Prov. San Ignacio («Prov. Jaén»), arriba de Tabaconas, 2400-2500 m, Apr 1912, *Weberbauer 6117* (tipo). **(B)**

Galium cajamarcense Dempster

Prov. Cajamarca, cerca del Cumbe Mayo, 3400 m, *Beck 7880* (tipo). **(J)**

Manettia weberbaueri Krause **[1904]**

Prov. San Pablo, 2400-2700 m, ca Apr 1904, *Weberbauer 3808* (tipo). **(B)**

?Palicourea chrysotricha (Zahlbr.) Standl. **[1879]**

Nota: Esta especie no fué tratada por Taylor (1997), indicando que su status taxonómico es incierto.

Prov. Cutervo, Tambillo, 4 Aug 1878, *Jelski 374* (tipo); *id. loc., Raimondi 4773.* **(B)**

?Rudgea tambillensis Zahlbr. **[1878]**

Prov. Cutervo, Tambillo, 30 Aug 1878, *Jelski 74* (tipo); *id. loc., Raimondi 4146.* **(B)**

RUTACEAE

Esenbeckia cornuta Engl. **[ca 1851-1853]**

Kaastra (1982) confirmó la validéz de esta especie, relacionada con *E. leiocarpa*.

Prov. Jaén, cerca de Jaén de Bracamoros, [ca 1851-1853], *Warscewicz s.n.* (tipo). **(S-E)**

SAPINDACEAE

?Paullinia subauriculata Radlk. **[1878]**

Nota: Material de Ecuador y Junín ha sido tentativamente identificado como esta especie.(W³TROPICOS exsiccatae, 1999)

Prov. Cutervo, Tambillo, *Jelski 413* (tipo). **(B)**

SAPOTACEAE

Chrysophyllum edule Sagást. & M. O. Dillon, Arnaldoa 5(1): 68. 1998.

Prov. Contumazá, Bosque de Cachil, 2440-2650 m, Oct 1992, *Sagástegui & Leiva 14817* (tipo); *id. loc.,* Nov 1995, *Sagástegui & Leiva 15823.* **(B)**

Pradosia argentea* (Kunth) Pennington **[1802]

Prov. Jaén, cerca de Jaén de Bracamoros, 550-600 m, *Humboldt & Bonpland s.n.* (tipo). **(S-E)**

SCROPHULARIACEAE

Bartsia sericea Molau

Prov. Hualgayoc, 14 km NW de Hualgayoc, *Molau & Eriksen 3360.* Prov. San Miguel, Lado SO del Cerro Coymolache, *Molau 900*; La Quinua-Calquis, *Sagástegui 8853*. Prov. Cajamarca, Cumbemayo, Mar 1985, *Molau 1682* (tipo). Prov. Celendín, 1-2 km O de Abra de Gelig, *Molau 3380*. Alt. 3000-3900 m. **(J)**

*****Calceolaria aperta*** ssp. ***incana*** Molau

Prov. Contumaza, Las Quinuas-El Majón [15-20 km al E de Contumazá], Jun 1981, *Sagástegui 10114* (tipo). **(J)**

*****Calceolaria caespitosa*** Molau

Prov. Contumazá, Cascabamba, 3000-3600 m, Jun 1983, *Sagástegui 10715*; May 1988, *Sagástegui 13068*; May 1990, *Sagástegui 14322*. **(J)**

Calceolaria comosa ssp. ***elegans*** Molau

Prov. Hualgayoc, cerca de Hualgayoc, 3500 m, Mar 1985, *Molau et al. 1709* (tipo). Prov. Cajamarca, Cajamarca-Hualgayoc km 35, 4050 m, *Sánchez et al. 2665.* Prov. Celendín, Kumullca, 3350 m, Aug 1984, *Sagástegui 12054;* Micuypampa, Kumullca-Celendín, 3500 m, Jan 1983, *Molau 486*; Cruz Conga, Kumullca-Celendín, 3700 m, Aug 1958, *Ferreyra 13264*; Celendín-Balsas, 2950 m, May 1964, *Hutchison & Wright 5235;* 5 km N de Oxamarca, 2900 m, May 1976, *Sagástegui 8476.* **(J)**

Calceolara cumbemayensis Molau

Prov. Cajamarca, Cumbe Mayo, 3500 m, Apr 1983, *Molau & Sánchez 850, Sánchez 2920*; cerca de Sunchubamba, 3600-3940 m, Jun 1984, *Smith & Sánchez 7472.* **(J)**

*****Calceolaria densiflora*** Molau

Prov. Chota, Llama, 2200-2300 m, *Sandeman 4101* (tipo); Jul 1948, *Pennell 15920.* **(B)**

Calceolaria laevis Molau

Prov. Cajamarca, Cumbe Mayo, 3500 m, Apr 1983, *Molau & Sánchez 851* (tipo); 6.5 km SO de Cajamarca, 3000 m, Jan 1983, *Dillon 2908;* al O de Llacanora, 2550-2600 m, Mar 1948, *Pennell & Ferreyra 14937*. Prov. Contumazá, Yetón al S de Guzmango, 2200 m, May 1981, *Sagástegui 9759*.**(J)**

Calceolaria llamaensis (Edwin) Molau

Prov. Chota, abajo de Llama, 1850 m, Jul 1948, *Pennell 15914* (tipo); Huambos, 2000 m, Sep 1958, *Soukup 4544*; Montán, ca. de Cochabamba, 1900 m, *Ochoa 1551*; Suro (Bambamarca-Chota), 2850 m, May 1983, *Molau 880.* **(B)**

Calceolaria melissifolia ssp. ***pseudoscabra*** (Edwin) Molau

Prov. Celendín, Cajamarca-Celendín, km 88-94, 3050-3200 m, May 1983, *Molau 906, 922;* al E de Celendín, 2700-2900 m, Apr 1948, *Pennell 15213*; Chimuch, 33 km NNO de Celendín, 2300 m, Jul 1947, *Fosberg 28097*. **(B)**

***Calceolaria obliqua** Molau

Prov. Hualgayoc, 1-2 km arriba de Hualgayoc, 3550-3600 m, May 1983, *Molau 874* (tipo). **(J)**

***Calceolaria oreophila** Molau

Prov. Chota, Llama, 2200-2400 m, Jul 1943, *Sandeman 4201* (tipo); Huambos, *Ferreyra 8433;* Llama-Huambos, 2600 m, Apr 1988, *Díaz 2860*. **(B)**

***Calceolaria percaespitosa** Wooden

Prov. Cajamarca, Cajamarca-Hualgayoc, km 30-40, 3450-3600 m, *López 7835* (tipo), Jul 1995, *Sagástegui 15708*. Prov. Contumazás, 12-20 km al E de Contumazá, 3000-3500 m, Jun 1983, *Sagástegui 10730,* May 1990, *Sagástegui 14326*. **(J)**

***Calceolaria pilosa** Molau

Prov. Contumazá, Contumazá-Cascabamba, 3100-3350 m, Jun 1981, *Sagástegui 10015* (tipo). **(J)**

***Calceolaria sibthorpioides** Kunth

Prov. Chota, Bambamarca - Chota, 3000-3100 m, May 1983, *Molau 885*. Prov. Hualgayoc, alrededores de Hualgayoc, 3400 m, Jul 1802, *Bonpland s.n.* (tipo); Coymolache-Chugur, 3750 m, Apr 1994, *Sánchez 7113;* Paso Coymolache, 3840 m, May 1983, *Molau 894*. Prov. Contumazá, Cascabamba, 3000 m, Jun 1981, *Sagástegui 10017*. **(J)**

SOLANACEAE

***Browallia mirabilis** Leiva, Arnaldoa 3(2): 13. 1995.

Prov. San Ignacio, arriba de San Francisco, cerca de El Chaupe, 1460 m, Jan 1995, *Leiva 1591* (tipo); Cruz del Oriente [=Estrella del Oriente], Dist. San José de Lourdes, 1600 m, Jan 1998, *Leiva 2112*. **(B)**

***?Cestrum ovalifolium** Francey **[1878]**

Prov. Cutervo, *Jelski 6549* (tipo, nv). **(S-E)**

***Cestrum weberbaueri** Francey

Prov. Celendín, Celendín-Balsas, 2000 m, *Weberbauer 4254* (tipo), Llanguat [6E37'S, 78E08'W], 2800 m, Jul 1985, *Mostacero 951*. Prov. Cajamarca, La Encañada, 3040 m, Oct 1984, *Dillon 4035*; Llacanora, 2500 m, Feb 1994, *Sagástegui 15165*. **(S-E)**

***Iochroma stenanthum** Leiva, Quipuscoa, & Sawyer, Arnaldoa 5(1): 78. 1998.

Prov. Contumazá, alrededores de Guzmango, 2100-2550 m, *Leiva 1715, 1934, Sagástegui 15433, 15478*. **(B)**

***Jaltomata cajamarca** Mione, Novon 6(3): 281. 1996.

Prov. Contumazá, Yetón, 2000 m, Apr 1990, *Sagástegui 14254*; 1500 m, Jun 1994, *Sagástegui 15394*; San Benito-Yetón, 2000 m, Mar 1988, *Sagástegui 13050*; Guzmango, 2500 m, Jun 1990, *Sagástegui 14389*; El Chorrillo (Cascas-Contumazá), 2400 m, Apr 1996, *Leiva 1833*; Bosque Cachil, 2500 m, May 1996, *Sagástegui 15891*. Prov. Chota, Llama, 2100 m, Mar 1997, *Sagástegui 15938*. **(B)**

****Jaltomata paneroi*** Mione & S. Leiva, Rhodora 99: 283. 1997.

Prov. Cajamarca, entre La Encañada y jalca de Kumulca, ca 3300 m, *Panero et al. 854* (tipo), *Leiva & Guevara 1130, Sagástegui 8111, I. Sánchez V. 1613*. **(J)**

****Jaltomata whalenii*** Knapp, Mione & Sagástegui

Prov. Contumazá, cerca de San Benito, 1300 m, *Sagástegui et al. 12471, Sagástegui & Leiva 12548* (HUT). **(B)**

****Larnax longipedunculata*** Leiva, Rodríguez & Campos, Arnaldoa 5(2): 194. 1998.

Prov. San Ignacio, Dist. Tabaconas, Caserío La Bermeja, 1700-1940 m, *S. Leiva et al. 2098* (tipo), *E. Rodríguez et al. 2043*. **(B)**

Larnax lutea Leiva, Arnaldoa 4(1): 19. 1996.

Prov. Chota, cerca de Paraguay (Querocoto-La Granja), 2250 m, Aug 1994, *Leiva 1385* (HAO,F); Prov. Cutervo, Cerro Pan de Azúcar, 15 km al este de La Capilla, 2600 m, May 1983, *Ochoa & Salas 15221*, det. N. Sawyer. **(B)**

****Larnax macrocalyx*** Leiva, Rodríguez & Campos, Arnaldoa 5(2): 197. 1998.

Prov. San Ignacio, Dist. Tabaconas, Caserío La Bermeja, 1700-1940 m, *E. Rodríguez & R. Cruz 2052* (tipo), *Leiva et al. 2093*. **(B)**

****Larnax parviflora*** Sawyer & Leiva, ined. (*cf.* Leiva et al. 1998)

Prov. Cutervo, alrededores de San Andrés. (Sawyer, com. pers.) **(B)**

****Larnax pilosa*** Leiva, Rodríguez & Campos, Arnaldoa 5(2): 200. 1998.

Prov. San Ignacio, Dist. San José de Lourdes, Estrella del Oriente, 1600-1650 m, *S. Leiva et al. 2108* (tipo), *J. Campos & P. Díaz 4325, E. Rodríguez & S. Leiva 2102*. **(B)**

Larnax purpurea Leiva, Arnaldoa 4(1): 16. 1996.

Prov. San Ignacio, ruta San Ignacio-El Chaupe, 1600 m, Jan 1995, *Leiva 1560* (tipo); Dist. San José de Lourdes, Estrella del Oriente, 1600 m, Jan 1998, *Leiva 2111*. **(B)**

****Larnax sawyeriana*** Leiva, Rodríguez & Campos, Arnaldoa 5(2): 203. 1998.

Prov. San Ignacio, Dist. Tabaconas, Caserío La Bermeja, 1700-1940 m, Jan 1998, *Leiva et al. 2097* (tipo), Nov 1997, *E. Rodríguez & R. Cruz 2051*. **(B)**

****Larnax vasquezii*** Leiva, Rodríguez & Campos, Arnaldoa 5(2): 206. 1998.

Prov. San Ignacio, Dist. San José de Lourdes, Estrella del Oriente, 1600-1650 m, Jan 1998, *S. Leiva et al. 2109* (tipo), *Campos & Díaz 4327, Rodríguez & Leiva 2120*. **(B)**

**Sessea* sp. nov.?

Prov. Santa Cruz, Bosque Monteseco, 1800 m, Jun 1987, *Santisteban 136*. Prov. San Miguel, Cerro Lanchez (Niepos), 2300 m, Aug 1992, *Llatas 3185*. **(B)**

**Solanum sect. Geminata* sp. nov. B (S. Knapp, com. pers., 1996)

Prov. Cutervo, Parque Nacional de Cutervo, San Andrés, arriba de las grutas, Oct 1987, 2500 m, *Sánchez 4510;* La Pucarilla, Socota-San Andrés, 2500 m, Nov 1991, *Sánchez 5960*. **(B)**

Solanum sect. Petota

La mayoría del material de sect. *Petota* en F no está determinado, ni he visto literatura original o tipos de las especies. Por lo tanto esta información se deriva del *Cat. Fl. Perú*, sin más observaciones y las especies no parecen en los mapas.

Solanum blanco-galdosii C. Ochoa

Prov. Cajamarca, vecindad de Huacarumi, compresión de San Marcos, 2700 m, Apr 1971, *Ochoa 2714* (tipo).

Solanum cajamarquense C. Ochoa

Prov. Cajamarca, Lanchi cerca de Chiquidén, ruta de San Juan para Paso de Gavilán, 2600 m, May 1952, *Ochoa 1490* (tipo).

Solanum contumazaense C. Ochoa

Prov. Contumazá, Chungarán, cerca de El Puquio, 2840 m, Apr 1963, *C. Ochoa 2485* (tipo)

Solanum guzmanguense Whalen & A. Sagástegui A.

Prov. Contumazá, vecindades de Yetón (San Benito-Guzmango), 1800-2000 m, Apr 1990, *Sagástegui 14253*; Mar 1995, *Sagástegui 15537*; Mar 1997, *Sagástegui 15917*.

Solanum irosinum C. Ochoa

Prov. Chota, Monte Iros, 3200 m, Mar 1963, *C. Ochoa 3680* (tipo).

Solanum lopez-camarenae C. Ochoa

Prov. Cutervo, Montaña del Suro Chico, 2700 m, Mar 1973, *Ochoa 3606* (tipo).

Solanum nemorosum C. Ochoa

Prov. San Ignacio, entre Tabaconas y Río Shumaya, 2800 m, May 1982, *Ochoa & Salas 14809* (tipo).

SYMPLOCACEAE

Ref.: Ståhl (1993)

Symplocos mezii* Szyszyl. **[1878]

Nota: Esta localidad se interpretó erroneamente por Ståhl (1993) como Jaén.

Prov. Cutervo, Shanyn [cerca de Tambillo, *fide* Stephens & Traylor 1983], Sep 1878, *Jelski 265*. **(B)**

Symplocos sandemanii Ståhl, Candollea 48: 366. 1993.

Prov. Chota, entre La Colmena[ca 6°30'W;79°04'S, *fide* Stephens & Traylor 1983] y Llama, 2900 m, Jul 1943, *Sandeman 4186* (tipo); 21 km WNW of Huambos, 2870 m, Apr 1993, *Dillon 6449*. **(B)**

THEOPHRASTACEAE

Clavija jelskii Szyszylowicz

Prov. Cutervo, Tambillo, *Jelski 260(269)* (tipo). Prov. Jaén, Colasay, 2100 m, Feb 1985, *Stein & Todzia 2245, id. loc.*, ca 2500 m, Oct 1961, *Woytkowski 6942*. **(B)**

THYMELEACEAE

Daphnopsis weberbaueri Domke

Prov. Cajamarca, arriba de Ñamas [ca 5 km al NE de Magdalena], valle del Río Jequetepeque [Río Magdalena], 3200 m, Dec 1916, *Weberbauer 7217* (sintipo, estaminada), *Weberbauer 7219* (lectotipo, pistilada). Prov. Contumazá, Bosque Cachil, 2500-2600 m, Dec 1993, *Sagástegui 15129*; cerca de Guzmango, 2550 m, 15 Feb 1997, *Leiva 1935*. **(B)**

URTICACEAE

Nota: El género *Pilea* necesita revisión urgentemente. Mucho del material de los bosques montanos de Cajamarca no está identificado, y se esperan especies nuevas.

****Pilea*** sp. nov. inéd.

Prov. Cutervo, Dtto. San Andres, 2300-2400 m, Oct 1987, *J. Sánchez 324,* Nov 1991, *Sánchez et al. 6049*. **(B)**

****Urtica peruviana*** Geltman, Novon 8:15. 1998.

Prov. Contumazá, alrededores de Guzmango, 2500-2800 m, May 1959, *Sagástegui 2935*, May 1989, *Sagástegui 14127*. **(B)**

VALERIANACEAE

****Valeriana comosa*** Eriksen

Prov. Contumazá, Pozo Kuán, 3900 m, Jun 1990, *Sagástegui 14343* (tipo). **(J)**

****Valeriana costata*** Schmale **[1879]**

Prov. Cutervo, *Raimondi 4673*. **(B?)**

****Valeriana hadros*** Graebner **[1904]**

Prov. Cajamarca/Hualgayoc, Hualgayoc - Cajamarca, 4100-4200 m, June 1904, *Weberbauer 4228* (tipo). **(J)**

****Valeriana*** sp. nov. inéd. (F. Barrie, en prep.)

Prov. Contumazá, Bosque de Cachil, 2500-2700 m, *Sagástegui 14362, 14967, 15571, 15896.* **(B)**

VERBENACEAE

***?Duranta cajamarcensis** Mold.

Nota: Se necesita verificación taxonómica de esta especie. *Sagástegui 9421*, determinada por Moldenke, y citada como un voucher en el *Cat. Fl. Perú*, es un *Citharexylum*.

Prov. Contumazá, Guzmango, 2500 m, 5 Oct 1967, *Sagástegui 6884.* **(B)**

***Stachytarpheta cajamarcensis** Mold.

Prov. Jaén, Río Chamaya, 166 km E of Olmos [Dtto. Colasay], 700 m, 19 Jan 1964, *Hutchison & Wright 3645.* **(S-E)**

***Stachytarpheta weberbaueri** Mold. **[1912]**

Prov. San Ignacio, montañas entre los valles del Río Tabaconas y el Río Marañón, 1100-1200 m, Apr 1912, *Weberbauer 6178* (tipo) [*cf.* localidad tipo de *Evolvulus weberbaueri*, Convolvulaceae]. **(S-E)**

***Verbena minutiflora** var. ***peruviana** Mold.

Prov. Cajamarca, Pampa de la Culebra, Cajamarca - La Encañada, 2900 m, May 1976, *Sagástegui 8385.* **(J)**

VIOLACEAE

***?Anchietea raimondii** Melchior **[1879]**

Prov. Cutervo, Tambillo, *Raimondi 3344* (tipo); *id. loc., Raimondi 3484, 3538, 3804, 4853* (paratypes). **(B)**

XYRIDACEAE

***Xyris tristis** L.B. Smith & R.J. Downs

Prov. Cutervo, Socota - Tambillo, 3300 m, Dec 1938, *Stork & Horton 10168* (tipo); San Andres, Fortaleza de Chontacruz, 2400 m, Jul 1990, *Llatas 2847.* **(B)**

ZYGOPHYLLACEAE

***Kallstroemia pennellii** D. M. Porter

Prov. Celendín, Río Marañón arriba de Balsas, 700-900 m, Apr 1948, *Pennell 15185* (tipo), May 1964, *Hutchison & Wright 5431,* Feb-Apr 1997, *M. Weigend 97/389.* **(S-E)**

Agradecimientos

Agradezco al Dr. Isidoro Sánchez Vega por su invitación a participar en el VII Congreso Nacional de Botánica; a la Blga. Laura Torres por la traducción en español; al Dr. Michael Dillon por su apoyo y ánimo; al Dr. James L. Zarucchi por proveer en varias ocasiones datos estadísticos y taxonómicos del proyecto del Catálogo de la Flora del Perú, que han sido de

mucha utilidad para este trabajo; a Ruthie Harari-Kremer por ayuda bibliográfica en la fase preliminar; y a todos los especialistas que colaboraron tan generosamente como revisadores. Los que no son mencionados en el texto son J. Bradford (MO, Cunoniaceae), P. Fritsch (CAS, Styracaceae), B. Hansen (USF, Apocynaceae), M. Lavin (MONT, Fabaceae), S. Leiva G. (HAO, Solanaceae), R. Cruden (IA, Liliaceae), N. Sawyer (CONN, Solanaceae), y C. Ulloa (MO, Berberidaceae).

Literatura citada

Almeda, F. 1997. Systematics of the Andean genus *Centradeniastrum* (Melastomataceae). Biollania, Edición Esp. 6: 153-166.

Andersson, L. 1998. A revision of the genus *Cinchona* (Rubiaceae-Cinchoneae). Mem. New York Bot. Gard. 80: 1-75.

Austin, D. F. 1982. Convolvulaceae. Fl. Ecuador 15: 1-98.

Ayala F., F. 1998. Dioscoreaceae del Perú. 60 pp. Amazonian Natural Products E.I.R. Ltda., Iquitos, Peru.

Bernardi, L. 1963. Revisio generis *Weinmanniae*. Pars II: Sectio *Simplicifoliae*. Candollea 18(4): 285-334.

Borchsenius, F. 1997. *Oreopanax* (Araliaceae in Ecuador). Nord. J. Bot. 17: 373-396.

Brako, L. & J. Zarucchi. 1993. Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 45: 1-1286.

Dillon, M.O. & A. Sagástegui A. 1999. *Caxamarca*, a new monotypic genus of Senecioneae (Asteraceae) for Northern Peru. Novon 9: 156-161.

Eggli, U., M. Muñoz-Schick, & B. E. Leuenberger. 1995. Cactaceae of South America: The Ritter collections. Englera 16: 1-646.

Gibbs, P., J. Semir & N. D. da Cruz. 1988. A proposal to unite the genera *Chorisia* Kunth and *Ceiba* Miller. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 45(1): 125-136.

Hart, J. A. 1983. Systematics and evolutionary studies in the genus *Lepechinia* (Lamiaceae). 305 pp. Unpublished Ph.D. dissertation, Harvard Univ., Cambridge, MA, USA.

Hunt, D. R. 1992. CITES Cactaceae Checklist. 190 pp. Royal Botanic Gardens, Kew, U.K.

Johnston, M.C. 1998. *Gouania axilliflora* (Rhamnaceae), a new species form Peru. Syst. Bot. 13(4): 493-495.

Judd, W. S. 1995. *Agarista* D. Don ex G. Don, *in* Luteyn, J. L. et al., Ericaceae - Part II. The Superior-Ovaried Genera. Fl. Neotrop. 66: 295-344.

Kaastra, R. C. 1982. Pilocarpinae (Rutaceae). Fl. Neotrop. 33: 1-198.

Krapovickas, A. 1996. Sinópsis del género *Gaya*. Bonplandia 9(1-2): 57-87.

Leiva G., S., E. Rodríguez & J. Campos. 1998. Cinco nuevas especies de *Larnax* (Solanaceae: Solaneae) de los bosques montanos del Norte del Perú. Arnaldoa 5(2): 193-210.

Loizeau, P.-A. 1994. Les Aquifoliaceae péruviennes. Boissiera 48(1): 1-306.

López M., A. 1971. Nota botánica sobre el Parque Nacional de Cutervo, Cajamarca-Perú. Bol. Soc. Bot. La Libertad 3(1): 71-73.

Macbride, J. F. 1937. Flora of Peru: Caryophyllaceae, Field Mus. Nat. Hist., Bot. ser. 13(2/2): 578-638.

Macbride, J. F. 1959. Flora of Peru: Convolvulaceae, Field Mus. Nat. Hist., Bot. ser. 13(5/1): 455-536.

McVaugh, R. 1958. Flora of Peru: Myrtaceae. Field Mus. Nat. Hist., Bot. ser., 13 (4/2): 567-818.

Meerow, A. W. 1990. Amaryllidaceae. Fl. Ecuador 41: 1-52.

Rauh, W. 1989. *Peperomia macrorhiza* H.B.K. A little-known tuberous species from northern Peru. Cact. Succ. J. (Los Angeles) 61(5): 225-232.

Ravenna, P. 1998. On the identity, validity, and actual placement in *Ceiba* of several *Chorisia* species (Bombacaceae), and description of two new South American species. Onira 3(15): 42-51.

Sandwith, N. Y. 1968. Humboldt and Bonpland=s itinerary in Ecuador and Peru, pp. 87-94. *In:* Humboldt, Bonpland, Kunth, and Tropical American Botany, ed.Wm. Steam. 159 pp Cramer, Stuttgart.

Ståhl, B. 1993. The genus *Symplocos* (Symplocaceae). Candollea 48: 351-382.

Stephens, L. & M. Traylor. 1983. Ornithological Gazetteer of Peru. vi + 273 pp. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ., USA.

Taylor, C. M. 1997. Conspectus of the genus *Palicourea* (Rubiaceae: Psychotrieae) with the description of some new species from Ecuador & Colombia. Ann. Missouri Bot. Gard. 84(2): 224-262.

W³Tropicos: The Missouri Botanical Garden=s VAST nomenclatural database and associated authority files: <http://mobot.mobot.org/Pick/Search/pick.html>

Walter, K.S. & H. J. Gillett [eds.] 1998. *1997 IUCN Red List of Threatened Plants.* Compiled by the World Conservation Monitoring Center. IUCN - The World Conservation Union, Gland, Switzerland & Cambridge, UK. lxiv + 862 pp.

Weber, W. A. 1982. Mnemonic three-letter acronyms for the families of vascular plants: a device for more effective herbarium curation. Taxon 31: 74-88.

Weberbauer, A. 1945. El Mundo Vegetal de los Andes Peruanos. 766 pp. Ministerio de Agricultura, Lima, Perú.

Weigend, M. 1998. *Nasa* y *Presliophytum*: Los nombres y sus tipos en los nuevos géneros segregados de *Loasa* Juss. *senso* Urban & Gilg en el Perú. Arnaldoa 5(2): 159-170.

Appendix A

Especies de distribución muy restricta pero no endémicas de Cajamarca.

Nota: Estas especies están citadas como endémicas de Cajamarca en el *Cat. Fl. Perú,* pero han sido encontradas también en departamentos adyacentes. Más información sobre estas especies, y sobre especies excluídas por otros motivos, son resumidas en el webpage *<http://www.sacha.org/Cajamarca/exc_endemics.htm>*

Acanthaceae: ***Aphelandra viscosa*** Mildbraed

Amaryllidaceae: ***Stenomesson microstephium*** Ravenna

Apiaceae: ***Eremocharis tripartita*** (H.Wolff) Mathias & Constance

Boraginaceae: ***Heliotropium polyanthellum*** I. M. Johnst.

Bromeliaceae: ***Tillandsia platyphylla*** Mez

Cactaceae: ***Espostoa ritteri*** Buining, ***Matucana X celendinensis*** F. Ritter (pro sp.), ***Rhipsalis hylaea*** F. Ritter

Campanulaceae: ***Siphocampylus weberbaueri*** A. Zahlbr.

Cunoniaceae: ***Weinmannia jelskii*** Szszyl.

Euphorbiaceae: ***Croton adipatus*** Kunth, ***Dalechampia weberbaueri*** Pax & Hoffmann, ***Ditaxis dioica*** Kunth, ***Euphorbia weberbaueri*** Mansf.

Fabaceae: ***Bauhinia augustii*** Harms, ***Dalea weberbaueri*** var. ***sericophylla*** (Ulbr.)

Gentianaceae: ***Gentianella bicolor*** (Wedd.) J. Pringle, ***Gentianella graminea*** (Kunth) Fabris

Iridaceae: ***Cypella craterantha*** Ravenna

Lamiaceae: ***Salvia alborosea*** Epling & Jativa

Loasaceae: ***Nasa weberbaueri*** (Urb. & Gilg) Weigend

Malpighiaceae: ***Stigmaphyllon peruvianum*** Niedenzu

Melastomataceae: ***Miconia firma*** Macbr.

Oleaceae: ***Schrebera americana*** (Zahlbr.) Gilg.

Rubiaceae: ***Ladenbergia stenocarpa*** (Lamb.) Klotzsch.

Sapindaceae: ***Serjania parvifolia*** Kunth.

Scrophulariaceae: ***Calceolaria dentifolia*** Edwin.

Solanaceae: ***Jaltomata sagasteguii*** Mione, Novon 6(3): 281. 1996; ***Solanum chiquidenum*** C. Ochoa.

Symplocaceae: ***Symplocos cernua*** Humb. & Bonpl., ***Symplocos peruviana*** (Szyszyl.) A. Brand.

Valerianaceae: ***Valeriana cumbemayensis*** Eriksen

Figura 1: Endémicas de Bosques Húmedos de Cajamarca

A - Bosque Cutervo **C** - Alto Río Zaña (Monte Seco, Taulis) **E** - cerca de Guzmango

B - Llama-Huambos **D** - San Pablo **F** - Contumazá-Cascas, Cachil

AML	E,F	Eucrosia calendulina
	1,E	Leptochiton helianthus
	2,A,F	Stenomesson incarnatum
	E,F	Stenomesson mirabile
ANA	3.	Mauria trichothyrsa
AQF	A	Ilex jelskii
	A	Ilex trachyphylla
ARL	4.	?Oreopanax cissoides
	B	?Oreopanax deinocephalus
	A	Oreopanax sp. nov.
	5.	Schefflera sp. nov.
ASC	F	Gonolobus sagasteguii
	C	Matelea marginata
	6.	Schistonema weberbaueri
BEG	D,F	Begonia weberbaueri
	A	Begonia sp. nov.
BOR	C	Heliotropium sp. nov.
BNL	A	Brunellia cutervensis
CAM	A	Centropogon dillonii
	B	C. bruneo-tomentosus
	7.	Siphocampylus sanchezii
CLU	8,B	Clusia cajamarcensis
CNV	9.	?Evolvulus magnus
CUN	A	Weinmannia cutervensis
DSC	A	Dioscorea andromedusae
	9'	Dioscorea callacatensis
	10,D	Dioscorea weberbaueri
ERI	C	Ceratostema rauhii
EUP	11.	Cnidoscolus pyrophorus (cf. Fig.4)
	12,C	Ditaxis katharinae
FAB	A	Chaetocalyx platycarpa
	B	?Lupinus storkianus
	A	Senna monilifera
FLC	A	Xylosma raimondii
GSN	A	Besleria imberbis
IRI	13,C,F	Hesperoxiphion niveum
LAM	14,A	Lepechinia scobina
	B	Salvia heerii
LAU	A	Persea raimondii
LOA	14'	Nasa carnea
	F	Nasa «contumazensis» ined.
	C	Nasa insignis
	15.	Nasa macrothyrsa
	C	Nasa pteridophylla ssp. geniculata ined.
	16.	Xylopodia klaprothioides
LOR	17.	?Aetanthus coriaceus
	18.	Dendrophthora peruviana
MLP	A	Banisteriopsis peruviana
MLV	E	Fuertesimalva stipulata
MLS	A	Axinaea sp. nov. A
	F	Axinaea sp. nov. B
	19,A	Brachyotum cutervoanum
	20,C	Centradeniastrum roseum
	A	Centronia sessilifolia
	C	Meriania sp. nov. A
	A	Meriania sp. nov. B
	B	Miconia egregia
	C	Miconia laciniata
MRS	21,D,F	Geissanthus pyramidatus
MRT	B	Myrcianthes lanosa
	22.	?Psidium raimondii
PIP	23.	Peperomia dolabriformis var. velutina
	D	Piper mohomoho
PRT	B	Roupala spicata
RUB	D	Manettia weberbaueri
	A	?Palicourea chrysotricha
	A	Rudgea tambillensis
SAP	A	?Paullinia subauriculata
SAP	F	Chrysophyllum edule
SCR	B	Calceolaria densiflora
	24,B	Calceolaria llamaensis
	B	Calceolaria oreophila
SOL	E	Iochroma stenanthum
	B,E,F	Jaltomata cajamarca
	E	Jaltomata whalenii
	25,A	Larnax lutea
	A	Larnax parviflora ined.
	C	Sessea sp. nov.
	A	Solanum sp. nov. B
SYM	A	Symplocos mezii
	B	Symplocos sandemanii
TEO	A	Clavija jelskii (cf. Fig. 4)
THY	26,E,F	Daphnopsis weberbaueri
URT	A	Pilea sp. nov.
	E	Urtica peruviana
VAL	A	Valeriana costata
	F	Valeriana sp. nov.
VRB	E	?Duranta cajamarcensis
VIO	A	Anchietea raimondii
XYR	A	Xyris tristis

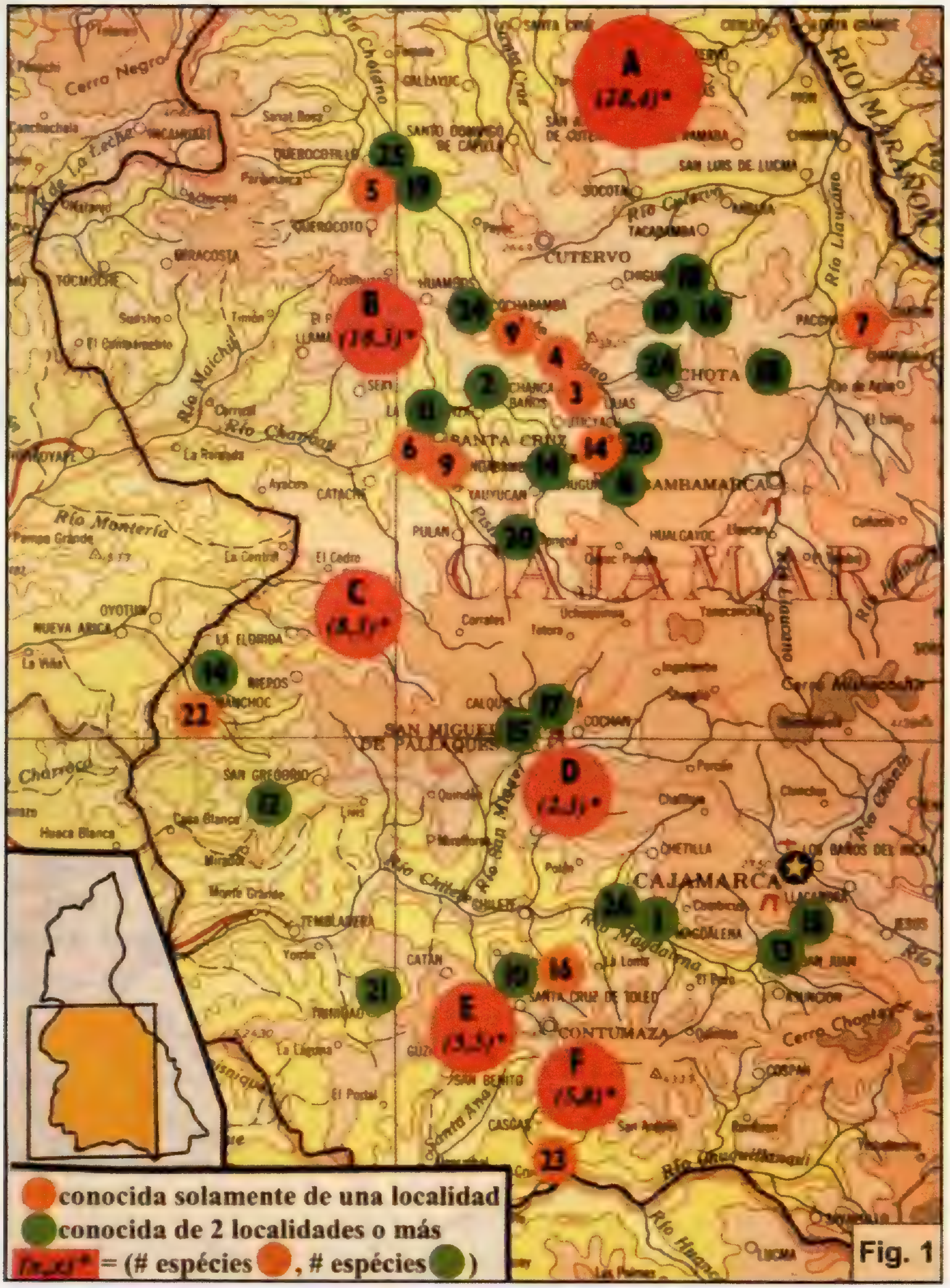

A
(23,4,4)*
B
(19,5,1)*
C
(8,2,1)*
D
(3,2,1)*
E
(13,2,1)*
F
(5,0,1)*
Río Chotano
Río Crisnejas
Río Marañón
Río Maichil
Río Chonta
Río Llaucano
Río Magdalena
Río Grande
Río Hualgayoc
Río Chonta
Río Jequetepeque
Río Chicama
Río Condebamba
Río Tingo
Río Cajamarca
Río Chonta
Río Llapa
Río Huacrapuquio
Río Chonta
Río Chonta
Río Chonta

Figura 2: Endémicas de Jalcas de Cajamarca

A - cerca de Hualgayoc, (incl. Abra Coymolache)
B - Cajamarca-Hualgayoc, km 30-55
C - Jalca de Kumullca
D - Cascabamba
E - S & O de Cajamarca, incl. Cumbemayo
F - Sunchubamba

AML	1.	Stenomesson parvulum
	F	Stenomesson sunchubambae
	2.	Stenomesson weberbaueri
BOR	B	Hackelia andicola
CAM	3.	Lysipomia globularis
	4.	Lysipomia hirta
	C,B	Lysipomia sp. nov. A
	B	Lysipomia sp. nov. B
	5.	Lysipomia sp. nov. C
	C,B	Lysipomia sp. nov. D
	C	Lysipomia sp. nov. E
CRY	F	Paronychia fusciflora
	A	?Scleranthus peruvianus
	A	?Silene muschleri
GEN	C	Gentianella crassicaulis
	6.	Gentianella raimondiana
LAM	7,E	Salvia styphelus Epling
	C,E	Salvia sp. nov. A, ined.
	8.	Salvia sp. nov. B, ined.
	9.	Salvia sp. nov. C, ined.
	A,C,E	Stachys sp. nov. ined.
MLV	C,E	Acaulimalva alismatifolia
	10,C,E	Acaulimalva stuebelii
	C	Acaulimalva sp. nov.
PIP	E	Peperomia dolabella
	E	Peperomia macrorhiza
POA	A	Festuca cajamarcae
	C,E	Muhlenbergia caxamarcensis
	E	Phalaris peruviana
RUB	E	Galium cajamarcense
SCR	11,A,E	Bartsia sericea
	D	Calceolaria aperta ssp. incana
	D	Calceolaria caespitosa
	12,A,B,C	Calceolaria comosa ssp. elegans
	E,F	Calceolaria cumbemayensis
	13,E	Calceolaria laevis
	14,C	Calceolaria melissifolia ssp. pseudoscabra
	A	Calceolaria obliqua
	D,B	Calceolaria percaespitosa
	D	Calceolaria pilosa
	15,A,D	Calceolaria sibthorpioides
SOL	C	Jaltomata paneroi
VAL	D	Valeriana comosa
	B	Valeriana hadros
VRB	16.	Verbena minutiflora var. peruviana

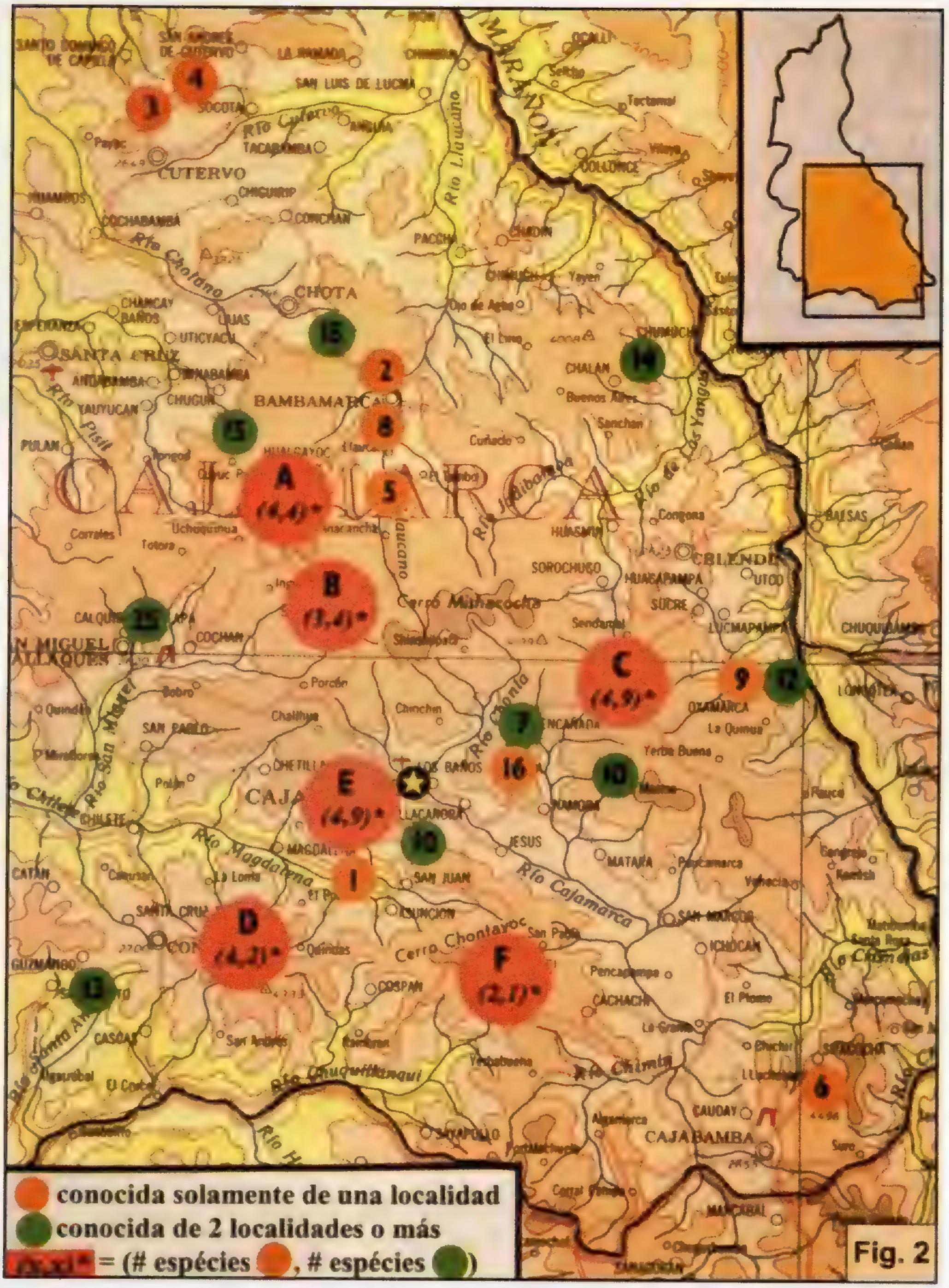

SANTO DOMINGO DE CAPINOTA
SAN BENITO DE CUTERVO
LA RINCONADA
CHIMBAN
SAN LUIS DE LUCMA
SOCOTA
RIO CUTERVO
TACABAMBA
CUTERVO
CHIGUIRIP
CONCHAN
COCHABAMBA
Río Chotano
CHOTA
CHANCAY BAÑOS
UTICYACU
SANTA CRUZ
CHUGUR
BAMBAMARCA
PULAN
HUALGAYOC
CAJAMARCA
Río Llaucano
MARAÑON
OCALLI
Sorcio
Tacabamba
COLUDICE
Río Chonta
PACCHA
CHADIN
Yayen
Ojo de Agua
El Limo
CHUMUCH
CHALAN
Buenos Aires
Sanchan
Cuñado
Río Jadibamba
Contona
BAISAS
CHLENDE
UTCO
SOROCHUCO
HUACAPAMPA
SUCRE
LUCMAPAMPA
Cerro Mishacocha
Sendamal
CALQUIS
COCHAN
SAN MIGUEL DE ALLAQUES
Río San Miguel
Porcón
Bobro
Chalihua
Chinchen
SAN PABLO
Río Chonta
OLMARCA
La Quinua
Yerba Buena
LOS BAÑOS
LLACANORA
JESUS
MATARA
Río Cajamarca
SAN MARCOS
ICHOCAN
Pencapampa
CACHACHI
El Pionco
La Granja
Río Magdalena
CHILETE
CATAN
SAN JUAN
CONCEPCION
Cerro Chontayoc
COSPAN
Río Chirimia
CAUDAY
CAJABAMBA
MANCHAL
Río Chuquimanga
Río Hu
A (4,4)*
B (3,4)*
C (4,9)*
D (4,2)*
E (4,9)*
F (2,1)*
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
conocida solamente de una localidad
conocida de 2 localidades o más
(#,#)* = (# espécies , # espécies)

Fig. 2

Figura 3: Endémicas de Valles Interandinos Secos de Cajamarca

A - Cutervo-Socotá
B - Río Llaucano, cerca de Pión
C - Valle del Marañón, Celendín-Balsas
D - Valle del Río Cajamarca, Cajamarca-Matara

AQF	C	Ilex lilianeae
CNV	B	Jacquemontia caudata
	B	Jacquemontia peruviana
EUP	C	Dalechampia hutchisoniana
	D	Stillingia parvifolia
FAB	C	Chamaecrista glandulosa var. balsasana
	C	Coursetia cajamarcana
	A	Dalea ayavacensis var. viridescens (cf. Fig. 4)
	D	Dalea glumacea
	1,D	Dalea isidori
	2,D	Dalea tridactylites
	C	Galactia augustii var. celendinensis
	A	?Lupinus jelskianus
	3,C	Mimosa ctenodes
	4,C	Senna versicolor var. heterosperma
LAM	A	Satureja sp. nov. ined.
LOA	C	Nasa urentivelutina ined.
MRT	B	Eugenia curvipilosa
RHM	5.	Gouania axilliflora
SOL	A	?Cestrum ovalifolium
	C,D	Cestrum weberbaueri
ZYG	C	Kallstroemia pennellii

conocida solamente de una localidad
conocida de 2 localidades o más
(#,#)* = (# espécies , # espécies)
A (3,2)*
B (3,0)*
C (1,1)*
D (2,1)*
1
2
3
4
5
CAJAMARCA
CHOTA
BAMBAMARCA
CONTUMAZA
CAJABAMBA
SAN MIGUEL
SAN PABLO
SANTA CRUZ DE SOLEO
HUALGAYOC
SAN IGNACIO
JAEN
BAGUA
BOLIVAR
SUCRE
LUCMA
SORochUCO
HUACARPAMPA
UTCO
CHUQUIBAMBA
OLLEROS
CHUMUCH
CHALAN
PION
LA RAMADA
SAN LUIS DE LUC
SANTO TOMAS
SAN ANDRES DE CUTERVO
Río Llaucano
Río Jadibamba
Río Chonta
Río Magdalena
Río Chamaya
Río Chirimoto
Río Huancabamba
Río Crisnejas
Río Chirchipón
Río Marañón
Río Amojú
Río Tabaconas
Río Pomahuaca
Río Chinchipe
Río Huancabamba
Río Canchano
Río Llaucano

Figura 4: Endémicas de Prov. Jaén y San Ignacio

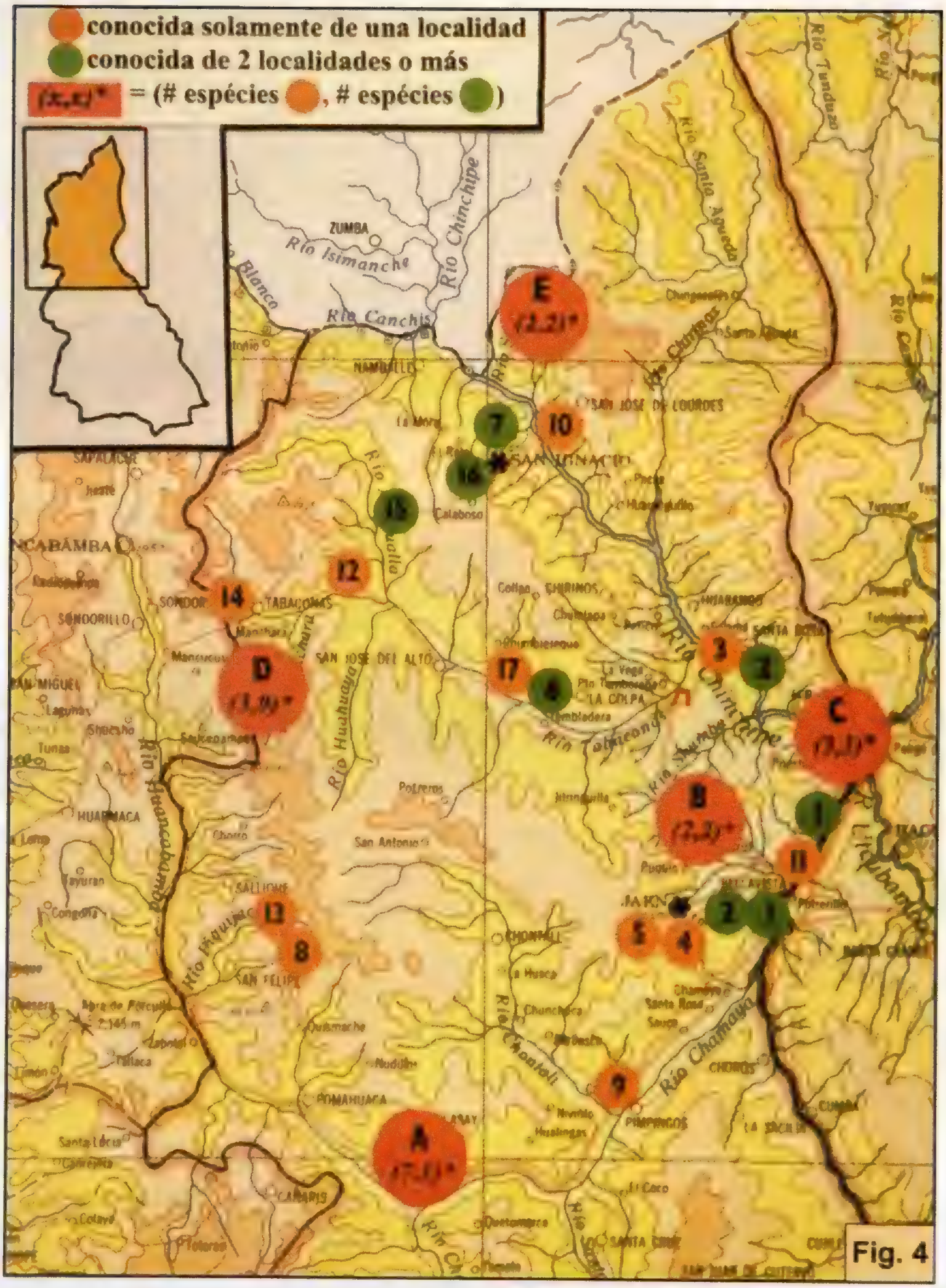
A - Valle Río Chamaya, Pucará-Colasay
B - Jaén-Valle de Shumba
C - Boca del Río Chinchipe
D - Dtto. Tabaconas, La Bermeja
E - Dtto. San José de Lourdes, Estrella del Oriente

AML	B	Eucrosia tubiflora	PIP	A	Piper cajamarcanum
	1,A	Rauhia multiflora		A	Piper pilosissimum
ASC	2,C	Cynanchum calycinum		13.	Piper velutinum
	3.	Matelea woytkowskii	POA	B	Sporobolus mirabilis
BOM	4.	Ceiba integrifolia	RUB	C	Cinchona scrobiculata
BOR	5.	Cordia mollissima		14.	?Coussarea longiacuminata
CNV	6,B	?Evolvulus weberbaueri	RUT	C	Esenbeckia cornuta
	7,B	Jacquemontia sp. nov.	SAP	C	Pradosia argentea
ERI	8.	Agarista bracamorensis	SOL	15,E	Browallia mirabilis
ERX	9.	Erythroxylum sp. nov. A		D	Larnax longipedunculata
	10.	Erythroxylum sp. nov. B		D	Larnax macrocalyx
EUP	A	Cnidoscolus pyrophorus (cf. Fig.1)		E	Larnax pilosa
				16,E	Larnax purpurea
	11.	Jatropha humboldtiana		D	Larnax sawyeriana
FAB	A	Dalea ayavacensis var. viridescens (cf. Fig. 3)		E	Larnax vasquezii
			TEO	A	Clavija jelskii (cf. Fig. 1)
GSN	12.	Diastema weberbaueri	VRB	A	Stachytarpheta cajamarcensis
MLV	A	Gaya weberbaueri		17.	Stachytarpheta weberbaueri

conocida solamente de una localidad

conocida de 2 localidades o más

(x,x)* = (# espécies , # espécies)


Río Tundayme
Río Nu
Río Santa Agueda
ZUMBA
Río Isimanche
Río Chinchipe
Río Blanco
Río Canchis
E
(2,2)*
Chinapamba
Santa Agueda
Río Chinapamba
NAMBALLE
CESAR JOSE DE LOURDES
7
10
SAN IGNACIO
16
15
Calaboso
SAPAICOA
CABAMBA
14
12
SONDOR
TABACONAS
SONDORILLO
SAN JOSE DEL ALTO
D
(1,0)*
Río Huahuaya
SAN MIGUEL
Lagunas
Shiscao
Tunas
Río Huancabamba
HUARMACA
Chorro
San Antonio
Pozopos
Sallique
13
8
Río Piquiliaco
SAN FELIPE
Quiamache
Nudillo
POMAHUACA
A
(7,3)*
CANARIS
Río Canchaqui
Río Chanchaqui
Río Chamaya
Río Chinchipe
Río Chinapamba
Río Shumbululla
Río Tabacoonga
Río Chonta
Río Huancabamba
Río Huancabamba
Río Chamaya
Río Chonta
Río Huancabamba
Río Chinchipe
Río Chinchipe
Río Chinchipe

Arnaldoa
6(2): 185-196. 1999

Biogeography of ecuadorian grasses

SIMON LAEGAARD
Herbarium LOJA "Reinaldo Espinosa"
Universidad Nacional de Loja
Casilla 11-01-249
Loja, Ecuador
Fax: (07) 570 701
e-mail:_laegaard@cue.satnet.net

Herbarium AAU
Building 137
Aarhus University
DK 8000
Aarhus, Denmark
Fax: (86) 13 93 26
e-mail: laegaard@biology.aau.dk

Introduction

Even from simple fieldwork experience it is very obvious that subfamilies and tribes of Ecuadorian grasses have different and rather distinct altitudinal distribution. Pooideae are almost exclusively in the highlands above 2000 m and Panicoideae are predominantly in the lowlands below 2000 m while other subfamilies have more scattered altitudinal distribution but whole subfamilies or tribes often have other specific ecological preferences.

Material and methods

The base of the present work is information in a checklist of vascular plants of Ecuador by Jørgensen & Leon (1999). In this are recorded a total of 138 genera and 557 species of grasses in Ecuador. Of these many have actively been introduced from the Old World for cultivation. Some of these have very aggressively spread outside the cultivated fields and have become naturalized and often a severe menace to local grass species and many other herbs. Many other species have been introduced accidentally, some of these are spreading and more or less naturalized while others are more restricted and have only been recorded one or few times.

By exclusion of introduced species and species only occurring in the Galapagos Islands there are 102 genera and 429 species that are native to the Ecuadorian mainland. Of these species 55 are recorded as endemic to Ecuador which means that among native species there are 12.8% endemics.

For each species in the checklist the altitudinal range is given based on vouchers in herbaria. The altitudes are recorded as intervals of 500 m up to >4500 m. The present diagrams were constructed on base of this. If a single interval is lacking it is filled in. A few additions of intervals have been made, based on later records and also a few obvious errors have been

corrected. A few species with a note of "reports not confirmed" have been excluded. The taxonomy and nomenclature of subfamilies, tribes, and genera generally follow Clayton & Renoize, 1986.

Palaeogeography and Paleoecology

The Cordilleras de los Andes are relatively very young mountains that are still geologically very active with tectonics and vulcanism. According to van der Hammen (1979), the open páramo region above the natural forest line was only created about 3 million years ago in Colombia. It is here presumed that the age is about the same in Ecuador. It is also presumed that the present natural forest line in Ecuador is about or above 4000 m and that most or all grass dominated páramos below that altitude are antropogenic, i.e., created and maintained by human activity during the last few thousands years (Lægaard, 1992). Such newly created open biotopes have probably been invaded by species belonging to the superpáramo, i.e., the vegetation above the natural forest line. The Amazonian rain forest is much older than the high mountain range though there have been many variations in the extent of the densely forested area, especially through the Pleistocene glacial periods.

The coastal area is here presumed to have been rather dry or at least seasonally dry because of the relatively cold sea currents. The landscape between the dry coastal zone and the rain forest may have been low and flat or with low mountains but there must clearly have been a warm tropical climate with variable humidity.

Biotopes for grasses are extremely variable but the great majority of species are more or less light demanding and only a few tolerate the full shade of a forest bottom. Many species are pioneers in disturbed grounds.

Subfam. Bambusoideae — Fig. 1.

"Herbaceous Bamboos"

The group is heterogeneous and divided in several tribes but evolutionary it is considered to be very old and close to the roots of the grass family. There is a diversity center for the herbaceous bamboos in tropical America with a few genera also in the Old World. Ecologically they all belong to the tropical rain forest and have probably been there throughout the Tertiary. At present they are mostly confined to the tropical lowland, only a few are found in forests up to 1500 m. They are very specialized, some tolerate a slight disturbance of the forest but disappear immediately on clearance of the forest.

Bambuseae

The tribe is morphologically very specialized in relation to other grasses, including the herbaceous bamboo's. The diversity center for the tribe is in tropical Asia. In our area there are rather few species in the tropical lowland, mainly ***Guadua***. Most genera and species of the real bamboo's belong to mountain forests and several species of ***Chusquea*** and the specialized genus ***Neurolepis*** reach the páramo region. Most of the genera are endemics to the Andean region from Patagonia to Central America. Many species are endemic to rather small areas, e.g., in ***Neurolepis*** with 12 species in Ecuador of which six are endemic. *Chusquea* is recorded with 17 species and five endemics but according to L.G. Clark (pers. com.) there

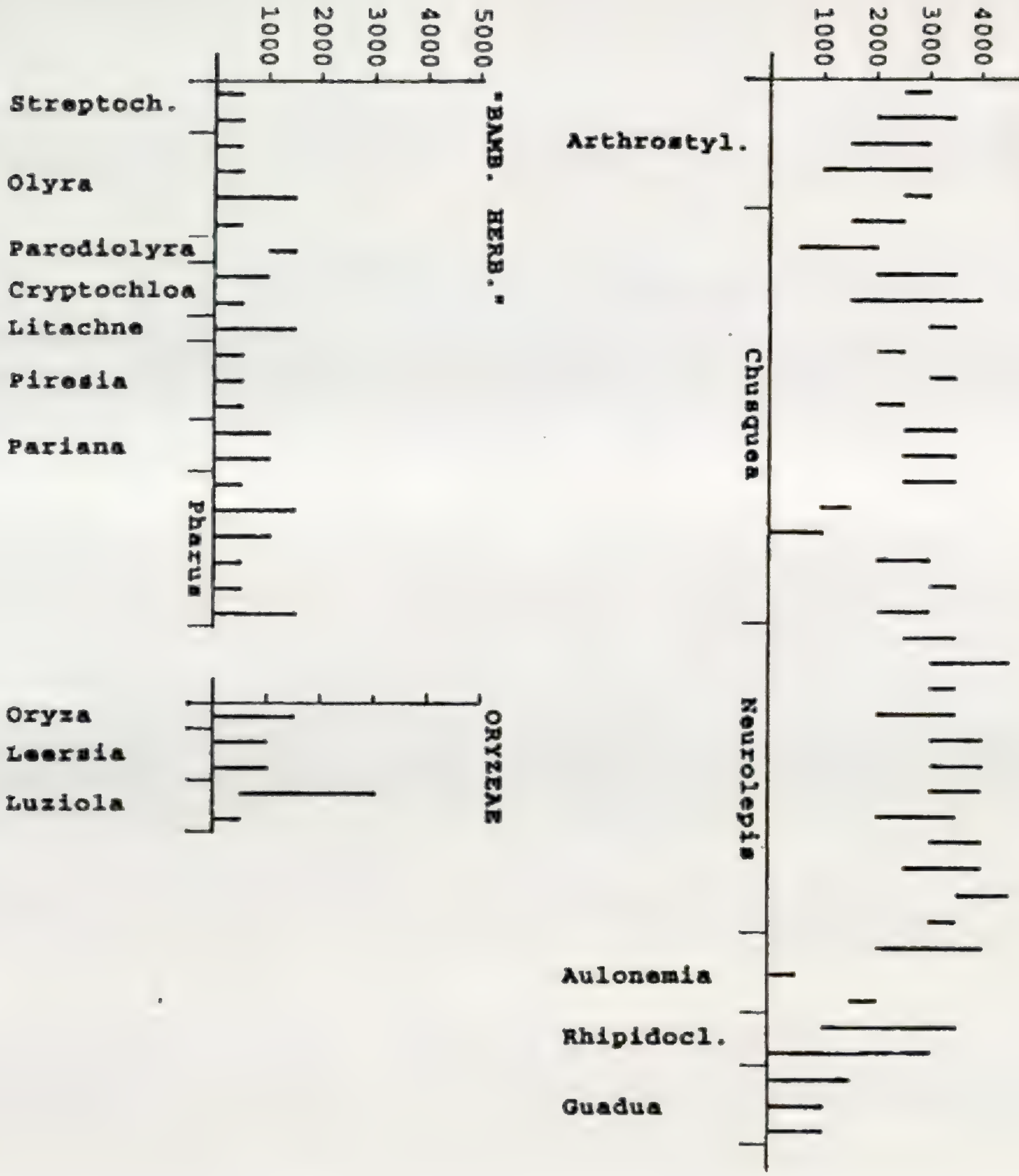


Figure 1. Altitudinal distribution of all native Ecuadorian Bambusoideae (Bambuseae, "Herbaceous bamboos", and Oryzeae). The genera are in order from Clayton & Renvoize, 1986, and the species are in alphabetic order following Jørgensen & Leon, 1999. Each bar represents a species.

are about 10 more species still undescribed and these are probably all endemics.

The present distribution suggests that the evolutionary base of the group belonged to the tertiary forests and that during the uplift of the mountains there was a rapid evolution resulting in a great number of species.

Oryzeae

A small group that is sometimes treated as a tribe under Bambusoideae and sometimes as an independent subfamily. Most of the species belong to swamps or at least to moist biotopes. The altitudinal distribution is rather scattered. Representatives of the group may easily have been in the area before the uplift and some species have been able to adapt to a colder climate.

Subfam. Pooideae — Fig. 2.

Nearly all genera and native species of this subfamily are confined to areas above 2000 m and many reach the highest altitudes with plant life at about 5000 m. Before the uplift of the mountains there would not have been biotopes for any representatives and all are supposed to have immigrated after the general uplift, i.e., within about three million years. Many species are endemic to Ecuador or at least to the Central Andes.

Stipeae

All species are found in open conditions and mostly in dry biotopes, often in light, sandy soils. The genus ***Stipa*** is worldwide, the other genera are only in the Americas and especially ***Aciachne*** and ***Ortachne*** are high mountain plants of the Andes. Miocene fossils are known from southeastern United States (Clayton & Renvoize, 1986) and progenitors of the Andean genera may have migrated from there during the uplift of the mountains

Poeae

All five genera and 28 native species are from regions above 2000 m and most from above 3000 m. The two largest genera, ***Festuca*** and *Poa*, have both several endemic species, probably as a result of splitting during migration and adaptation to extreme altitudes. ***Puccinellia*** has only been recorded at one site, in a very small area of saline springs and with salt extraction in central Ecuador.

Aveneae

The same general pattern is found as in Poeae. Most species occur between 2500 and 4500 m and several reach the highest altitudes with plant life while only a few are found below 2000. One of these, ***Polypogon elongatus***, is the only species of the subfamily that is commonly found in tropical lowland (not registered below 500 m but certainly occurring). The largest genus, ***Calamagrostis***, has 27 species, nine of these are endemics. The representatives seem to more close to species in the southernmost parts of South America and the genus has probably migrated from there after creation of the Andean zone above the forest line.

The three small tribes, **Meliceae**, **Bromeae**, and **Triticeae**, have distribution patterns almost as the rest of the subfamily.

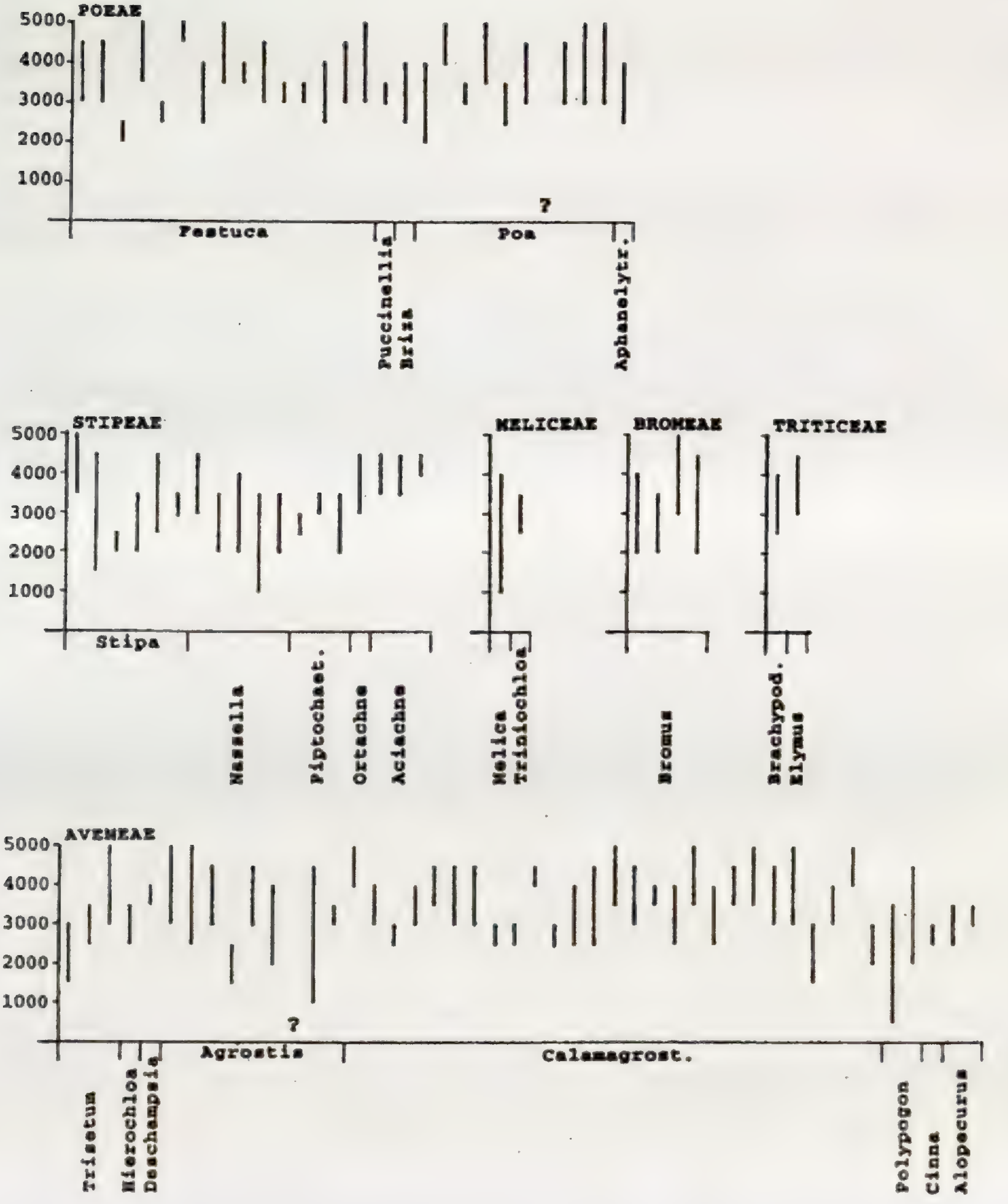


Figure 2. Altitudinal distribution of all native Ecuadorian Pooideae (Poeae, Stipeae, Meliceae, Bromeae, Triticeae, and Aveneae). Further explanation under Fig. 1.

Subfam. Centothecoideae — Fig. 3.

A small and probably primitive subfamily of nearly entirely tropical distribution in both Old and New World. Nearly all are forest grasses.

Centotheceae

Orthoclada has another species in Tropical Africa, ***Zeugites*** is only in tropical America. Both follow the patterns of some of the Bambusoideae and may easily have been in Ecuador long before the uplift of the mountains. ***Orthoclada*** has remained a tropical rain forest grass while ***Zeugites*** has adapted to the cooler mountain forests.

Subfam. Arundinoideae — Fig. 3.

The subfamily has two tribes that are very different and often separated with Aristideae treated as a distinct subfamily or included in, e.g., Chloridoideae.

Arundineae

The tribe is mainly Southern Hemispheric with a number of genera in South America, South Africa, and Australia and rather few genera extending into the Northern Hemisphere. ***Gynerium*** is a tropical forest plant (swamps, riversides) and probably of old origin in the region. ***Cortaderia*** is an amphi-pacific genus and in Ecuador clearly a páramo species (below 3500-4000 m it only occurs in disturbed sites) which must have arrived at a late stage of the uplift of the mountains. ***Phragmites*** is rare in Ecuador and has an interesting distribution as it occurs in the coastal lowland and in swamps at mid-altitude but hardly in the intervals between. The species may consist of two ecotypes.

Aristideae

Only one species is common and widely distributed, ***Aristida adscensionis***, all others are scattered to rare. All are confined to light open and dry to extremely dry biotopes but the altitudinal ranges of the species are rather scattered. It is suggested that the genus and some of the species may easily have been present in the dry or semidry coastal zone or low mountains before the uplift of the Andes.

Subfam. Chloridoideae — Fig. 3.

It is characteristic for the whole subfamily that the species are light demanding but seem to be more or less independent of temperature and thus of altitude and occur with more or less equal representation from sea level to about 3500 m. It is also characteristic that the subfamily has many genera with only one or very few species and in Ecuador there are only two with about 10 species. Of the 20 Ecuadorian genera about 13-14 are exclusively or predominantly in the New World. Many species are weedy but most of these are introduced from the Old World and are not included in the present study.

Eragrosteae

The altitudinal distribution is very varied with many species occurring above 3000 m. All the species are in full light, often on rocky outcrops, in degraded land or similar biotopes. Most are perennial and found in more or less stable vegetation.

It is supposed that many may have been present under similar conditions in the area

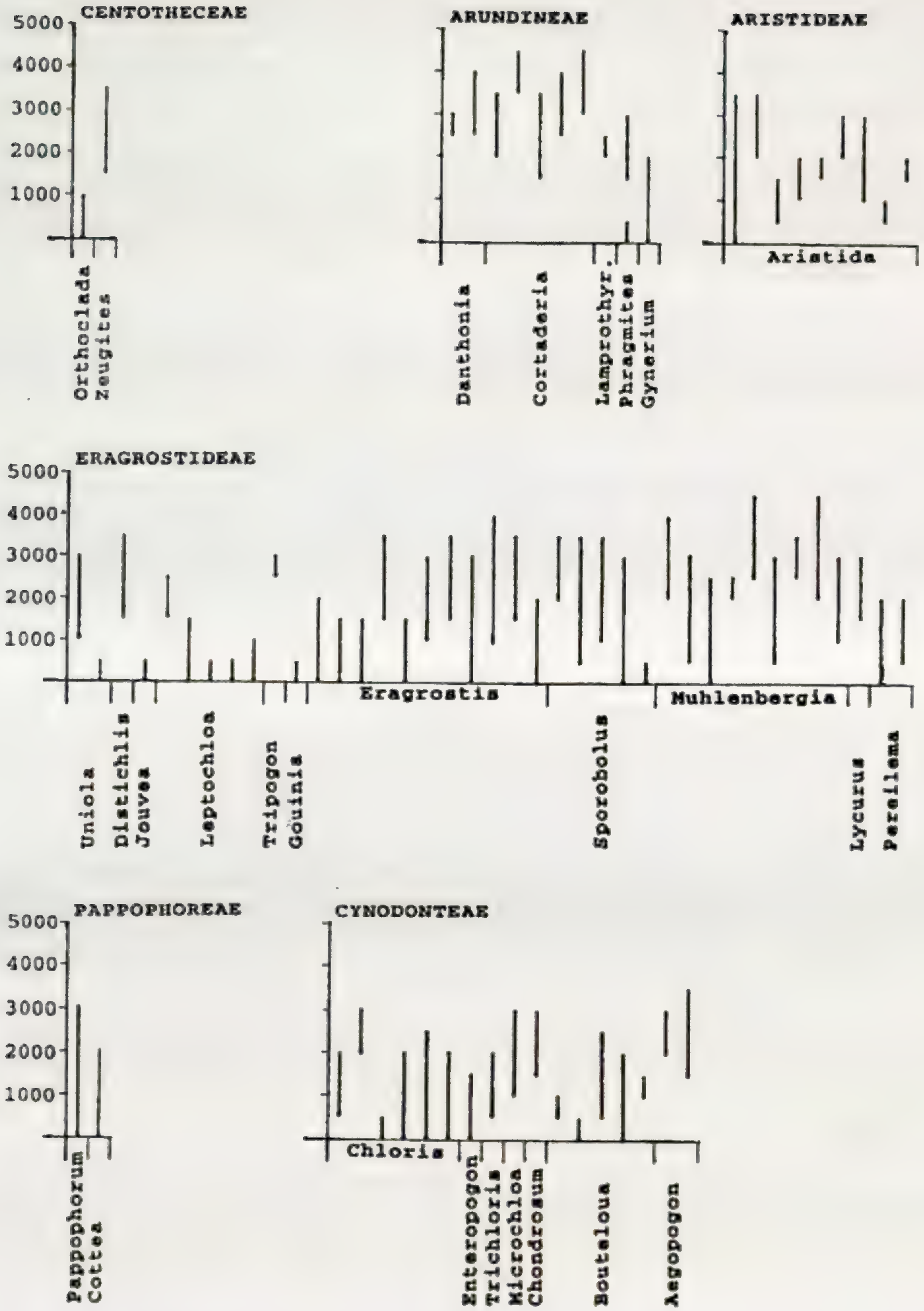


Figure 3. Altitudinal distribution of all native Ecuadorian Centothecoideae (Centotheceae), Arundinoideae (Arundineae and Aristideae), and Chloridoideae (Eragrostideae, Pappophoreae, and Cynodonteae). Further explanation under Fig. 1.

before the uplift of the mountains. ***Muhlenbergia*** is a very variable genus. It has a diversity center in Mexico and southeastern United States and there has clearly been introduced several different lines of the genus and each of these have had a development in the Central Andes.

Pappophoreae

A small tribe with Southern Hemispheric distribution, nearly all species occur in dry to extremely dry biotypes. They may easily have been present in the dry coastal region before the uplift of the mountains.

Cynodonteae

The altitudinal distribution resembles that of Eragrostideae but generally the species are found at lower altitudes. All genera may easily have been present in the dry coastal lowland before and during the uplift of the mountains.

Subfam. Panicoideae — Fig. 4, 5.

Because of the unique spikelet structures in the subfamily it is considered the most recent evolutionary branch of the grass family and within the subfamily the tribe Andropogoneae is considered the most advanced.

Paniceae

Predominantly tropical lowland plants but many also occur at mid altitudes and a few reach the páramo regions. Some are extremely light demanding, others are shade tolerant and often occur at forest borders but none are real primary forest plants. Some are in dry biotopes but rarely in extremely dry, others are swamp plants. All genera may easily have been in the transition zone between the dry coastal region and the closed tropical forest. Several shade tolerant genera as ***Lasiacis, Pseudechinolaena, Oplismenus, Panicum*** sp. sp., etc. may have been in secondary biotopes as riversides etc. in the primary forest. During the uplift of the mountains many genera were able to follow with adaptation and evolution of new species. There are very few narrow endemics in the tribe but many species in the highlands are endemics to the Central Andes.

Isachneae, Arundinellaeae, and **Andropogoneae**

The altitudinal ranges in these tribes are even more scattered than in Paniceae but nearly all are light demanding. All genera may have been in the area before the uplift of the mountains and as in Paniceae several species have been able to adapt to the cooler climate but remained dependent on open conditions.

Conclusions

It is clear from the present material that most of the larger taxonomic groups as subfamilies and tribes of grasses are adapted to the same overall climatic conditions and major ecological traits as light demand or shade tolerance. This seems to indicate that such major climatic and ecological adaptations are of very old origin and have been kept in the subfamilies and tribes as conservative characters.

It is suggested as a hypothesis that deductions about the history and migration of the grasses in Ecuador can be drawn from their present altitudinal distribution and a general

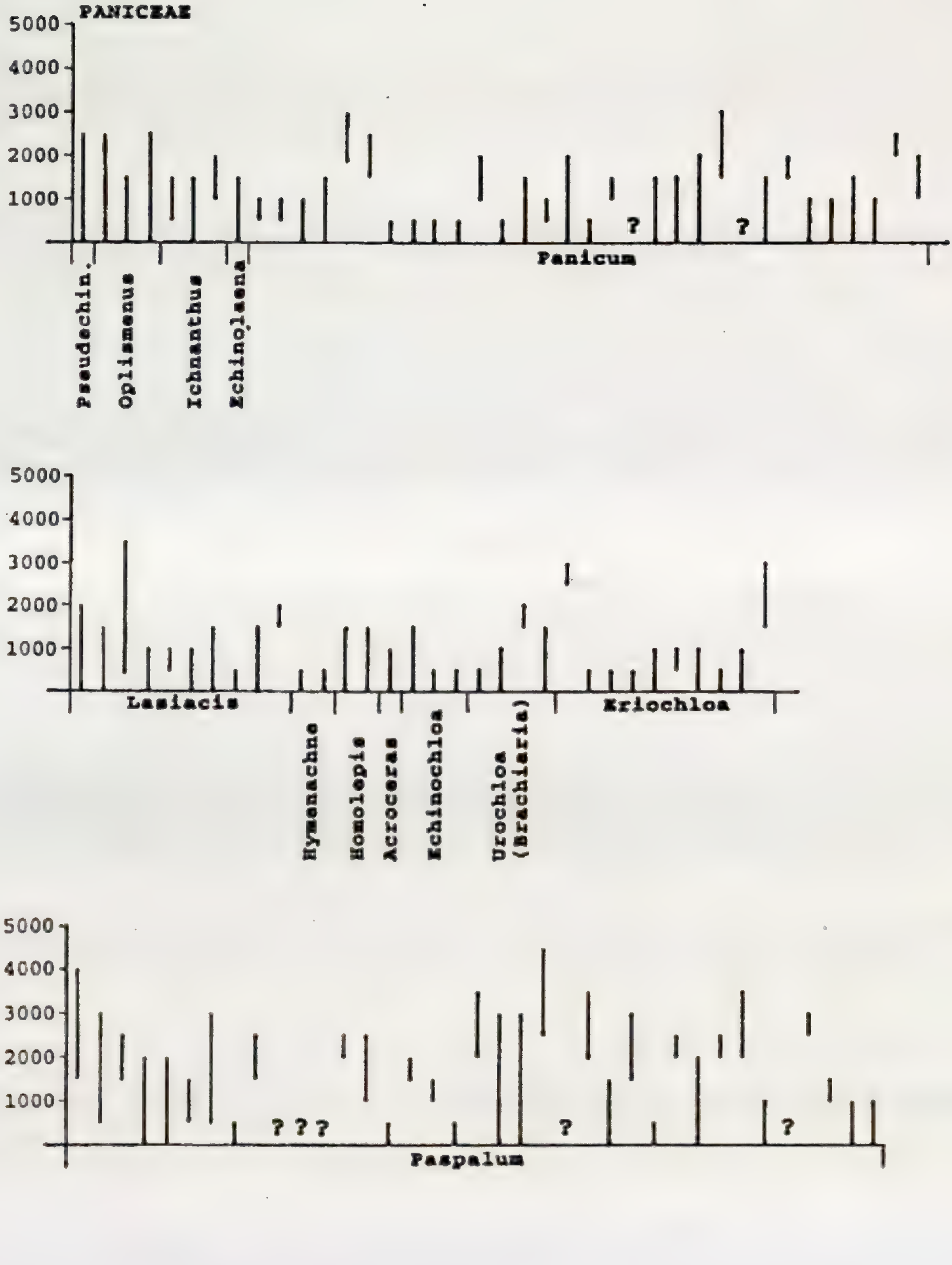


Fig. 4. Altitudinal distribution of all native Ecuadorian Panicoideae (Paniceae p.p.). Further explanation under Fig. 1.

knowledge about their ecology and geographical distribution.

Based on this, it is suggested that Bambusoideae, Centothecoideae, and a few Paniceae may have been in the area as forest grasses before the uplift of the mountains and that the changing environmental conditions during the process of uplift provoked an evolution of several new species in mountain forests and páramos.

It is suggested that most of the Chloridoideae, Aristideae, Andropogoneae, and many Paniceae may have been in the area in the tropical dry or semidry coastal region and the transition to the forest region. Many have remained in the same type of environment while others have followed the uplift of the mountains and have adapted to higher altitudes but are still living in open biotopes.

It is suggested that all Pooideae, most of Arundineae, and probably some Chloridoideae, especially of the genera ***Muhlenbergia, Sporobolus*** and ***Eragrostis*** have immigrated during the uplift of the mountains and filled in vacant niches especially after the new biotopes were created above the natural forest line. Most probably some immigrated from the south, e.g., ***Calamagrostis,*** while others immigrated from the north, e.g., ***Muhlenbergia*** and Stipeae. During the immigration there was in many genera a rapid evolution of new species.

Acknowledgements

During the work the author was coordinator of and paid by a Danida ENRECA project of collaboration between Department of Biology at Aarhus University and Herbarium LOJA "Reinaldo Espinosa" of Universidad Nacional de Loja. Thanks to Hugo Navarete at Herbarium QCA of Pontificia Universidad Catolica del Ecuador for invaluable help with the illustrations.

Literature cited

Clayton, W.D. & S.A. Renvoize. 1986. Genera Graminum, Grasses of the World. Kew Bull. Add. Ser. XIII.

Hammen, T. van der. 1979. Historia y Tolerancia de Ecosistemas Paramoeros. In Salgado-Labouriou (ed). El Medio Ambiente Páramo. Caracas.

Jørgensen, P.M. & S. León-Yánez. 1999. Catalogue of Vascular Plants of Ecuador. Monographs in Systematic Botany, Missouri Botanical Garden 75, 1181 pp.

Lægaard, S. 1992. Influence of fire in grass páramo vegetation of Ecuador. In H. Balslev & J.L. Luteyn (eds.). Páramo - An Andean Ecosystem under Human Influence. Academic Press.

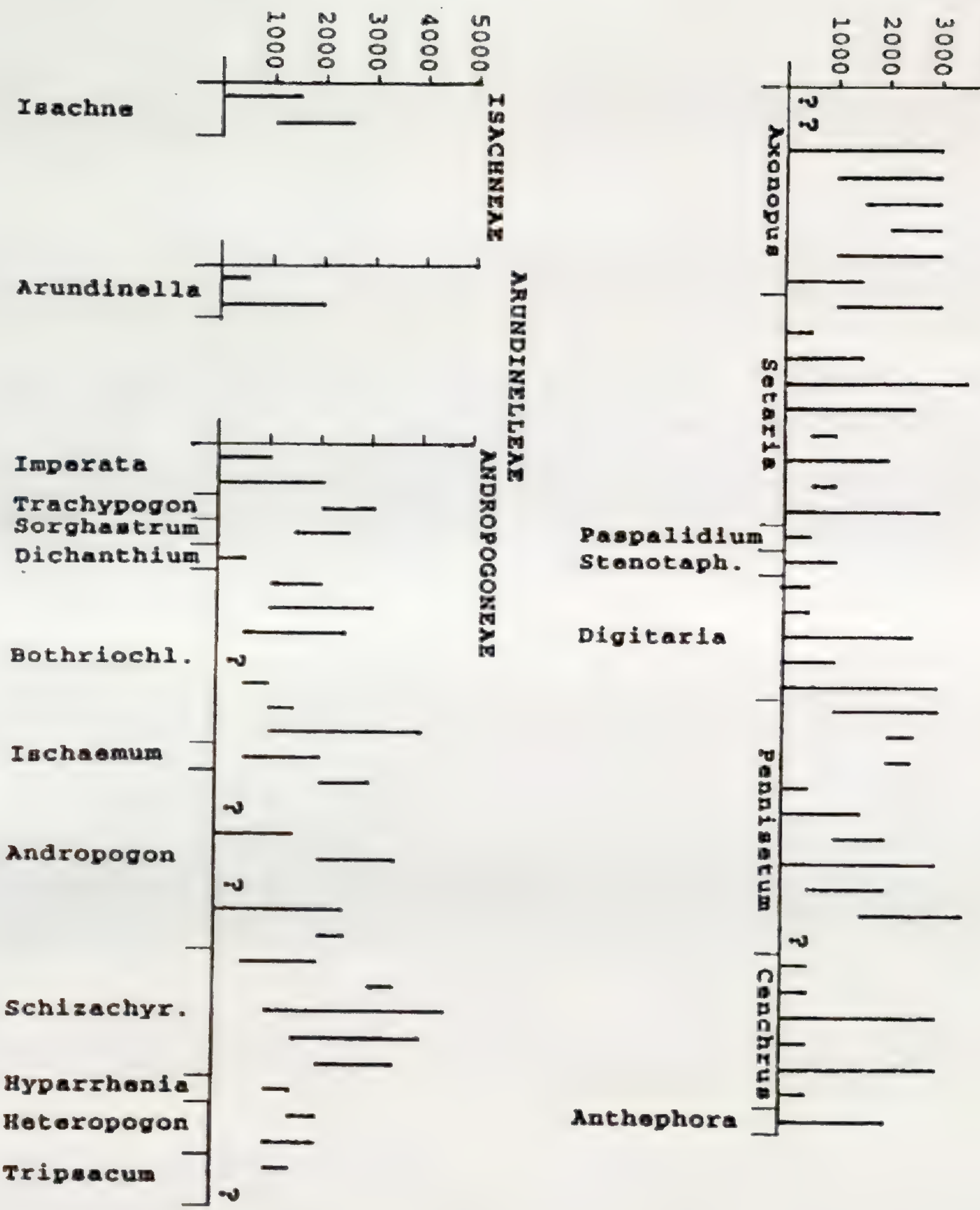


Figure 5. Altitudinal distribution of all native Ecuadorian Panicoideae (Paniceae p.p., Isachneae, Arundinellaceae, and Andropogoneae). Further explanation under Fig. 1.

Arnaldoa
6(2): 197-210. 1999

Sinopsis de Loasáceas y Gronoviáceas en el Perú con descripciones de los géneros en la subfamilia Loasoídeas

MAXIMILIAN WEIGEND
Institut für Systematische Botanik München
Menzinger Str. 67
80638 Munich
Alemania

Resumen

La sistemática de Loasáceas ha cambiado mucho. La antigua subfamilia Gronovioídeas ahora se considera como una familia independiente, Gronoviaceae Endl. Los géneros también cambiaron: Mientras antes se reconocieron solamente dos géneros en Loasoideas tribus Loaseas para el Perú (***Loasa*** y ***Caiophora***) ahora aceptamos cuatro, dos de estos (***Presliophytum*** y ***Nasa***) son nuevos. Se presentan una clave para todos los géneros de Loasáceas y Gronoviáceas presentes en el país asi como descripciones de los géneros de subfamilia Loasoídeas aquí presentes.

Abstract

The systematics of Loasaceae has changed dramatically. The former subfamily Gronovioideae is now considered as an independent family, Gronoviaceae Endl. The genera have also changed. While formerly only two genera where established in Loasoideae tribus Loaseae we now accept four, two of these, (***Presliophytum*** & ***Nasa***) are new. A key to all the genera of Loasaceae and Gronoviaceae found in Peru and descriptions of the genera in subfamily Loasoideae are provided.

Introducción

Perú es el país con el mayor número de especies del orden Loasales. Se encuentran alrededor de 80 especies de dicho orden con la mayor concentración de géneros y especies en el norte del país. Ambas familias, Gronoviáceas y Loasáceas están presentes y en Loasáceas encontramos representantes de ambas subfamilias y de todas las tres tribus. En los últimos años nuestros conceptos de las familias de Loasales han cambiado radicalmente. Algunos de éstos datos que son importantes para el Perú serán discutidos en el VII congreso de Botánica.

En este trabajo se caracterizarán las familias y los géneros presentes en el Perú. Los nuevos nombres requeridos gracias a las redelimitaciones de los géneros se publicarán muy pronto (Weigend, en prep.) y publicaciones sobres las especies nuevas están en preparación.

Gronoviáceas y Loasáceas

Hasta muy poco se reconoció una sola familia en el orden Loasales, las Loasáceas. En los últimos años estudios en sistemática molecular mostraron que el orden Loasales es muy aislado en el sistema natural y no tiene ninguna relación con las familias Turneráceas y Passifloráceas (las "Dilleniidae" - Cronquist 1981) ni con las Asteridae (Takhtajan 1997) sino es un grupo afín a las Rosidae más primitivas y pertenece a las Corniflorae en el sentido más amplio (Hempel et al. 1995). Este hecho también explica las profundas diferencias morfológicas entre la subfamilia Gronovioídeas en un lado y las dos subfamilias Loasoídeas y Mentzelioídeas en el otro: Las Gronovideas son un grupo muy antiguo y aislado dentro de la familia y retienen gran número de caracteres primitivos. Las Loasoídeas y Mentzelioídeas en el otro lado son grupos más modernos y comparten gran número de caracteres derivados. Por esto se decidió que las dos últimas subfamilias deben representar una familia separada (Loasáceas Juss. en el sentido estricto) de Gronoviáceas Endl. Las diferencias son listadas en tabla 1.

La subfamilia Loasoídeas - las tribus

Las diferencias entre los nuevos géneros de las Loasáceas se discutieron en detalle en Weigend 1997b. Aquí solamente se discuten las diferencias entre los géneros presentes en el Perú. En este país encontramos siete géneros de la familia Loasáceas: ***Mentzelia*** como el único género de subfamilia Mentzelioídeas en el país y los seis géneros ***Xylopodia, Klaprothia, Loasa, Presliophytum, Caiophora*** y ***Nasa*** de la subfamilia Loasoídeas. Tres de estos seis géneros eran nuevos para la ciencia el año pasado y estos son todavía generalmente poco conocidos. Para establecer un mejor conocimiento de estas entidades presentamos las descripciones ampliadas y una clave para su determinación. Los géneros de Loasoídeas pertenecen a dos tribus: ***Klaprothia*** y ***Xylopodia*** a la tribu Klaprothieas, ***Caiophora, Nasa, Presliophytum*** y ***Loasa*** a la tribu Loaseas. Las Klaprothieas se definen por flores tetrámeras en inflorescencias terminales dicasiales con brácteas muy reducidas, además tienen hojas opuestas y normalmente no tienen pelos urticantes. Las Loáseas se definen por flores pentámeras hasta octámeras en inflorescencias no dicasiales y con brácteas bien desarolladas. Todas las especies del Perú tienen pelos urticantes y la mayoría tiene por lo menos algunas hojas alternas. Los dos géneros de Klaprothieas son muy diferentes: ***Klaprothia*** es una hierba o un subarbusto decumbente con raíces fibrosas y flores con pétalos blancos y estaminodios amarillos con ápice claviforme. ***Xylopodia*** es un arbusto apoyante con un tallo subterráneo lignescente y con flores con pétalos verdes y con estaminodios soldados en forma de escama floral. Los géneros de Loáseas son igualmente faciles de diferenciar.

La subfamilia Loasoídeas - los géneros

Caiophora es el único género que ya Urban & Gilg (1900) reconocieron como distinto de *Loasa* en el Perú. El género ***Cajophora*** se caracteriza por frutos con dehiscencia longitudinal en vez de dehiscencia con valvas apicales como en los otros géneros (= ***Loasa*** sensu Urban & Gilg). Los estudios de los años anteriores mostraron que este último carácter es ancestral y plesiomórfico en Loáseas y el grupo que retiene este carácter es un grupo parafilético

Tabla 1: *Caracteres de las dos Familias en Loasales*

Loasales Bess.		
	Gronoviáceas Endl.	**loasáceas** Juss.
Número de venas principales en el pétalo	una	tres o más
Número de estambres	cinco	10 - ∞
Estaminodios	austentes o filiformes	ausentes ó bién diferenciados
Número de óvulos en cada ovario	uno	tres - ∞
Placentación	apical	parietal
Nectarios	libres, en forma de tazón.	hundidos en el ápice del ovario
Semillas: testa	poco o no diferencias, pálida	bien diferenciada, oscura

Tabla 2: *Los grupos en Loasales según Weigend 1997 (géneros naturales del Perú en negritas)*

Loasales Bess.				
Gronoviaceae (Rchb.) Endl.		**Loasaceae** Juss.		
Gronoviodeae (4 espp.)	Petalonycoideae Weigend (5 espp.)	Loasoideae (200 espp.)		Mentzelioideae (Rchb.) Urb. & Gilg (60 espp.)
Gronovia Fuertesia Cevallia	Petalonyx	Loaseae (195 espp.) Aosa Blumenbachia **Caiphora** Chichicaste Huidobria Kissenia **Loasa** **Nasa** **Presiliophytum** Scyphanthus	Klaprothieae Urb. & Gilg. (5 espp) **Klaprothia** Plakothira **Xylopodia**	**Mentzelia** Eucnide Schismocarpus

dentro de la tribu Loáseas. Es decir, ***Loasa*** sensu Urban & Gilg no es un género natural. Por esta razón decidí una reorganización de los límites génericos que condujo a grupos más naturales: *Loasa* sensu stricto ahora queda reducida a un grupo de plantas herbáceas en la vertiente occidental de los Andes y Patagonia, casi restringida a Chile con una sola especie llegando hasta las Lomas del Perú. Este género ahora se define por su cariotipo [n = 13 (12)]. Las otras características derivadas de ***Loasa*** son compartidas con el género ***Caiophora*** (*sensu* Weigend): Inflorescencias con dos brácteas sésiles por cada flor (frecuentemente trepadoras - antocladios), pétalos profundemente naviculares con ápice cerrado y frecuentemente con

margen serrado, escamas florales con un arco doble bien marcado y muchas veces con filamentos dorsales ensanchados, semillas normalmente muy profundamente reticuladas con paredes anticlinales fenestradas. Las únicas diferencias entre los dos géneros son el cariotipo (n = 7, 8 en ***Caiophora***, cromosomas mucho más grandes) y la presencia de cápsulas con dehiscencia longitudinal en la mayoría de especies de ***Caiophora***, incluyendo todas las especies del Perú. ***Caiophora*** es ecológicamente y fitogeográficamente distinta de *Loasa*, y se confina a alturas arriba de 2500 msnm en los Andes Centrales.

Los nuevos géneros de Loasáceas son más claramente delimitatdas que los dos géneros grandes, tradicionales. En el Perú encontramos otro dos géneros: (1) ***Presliophytum*** es el grupo más aislado y ya Urban & Gilg (1900) crearon una entidad para este grupo, (2) ***Loasa*** sec. ***Presliophytum*** con la entonces única especie ***Loasa incana*** Graham. Killip descubrió otra especie afín a ***L. incana*** en Ancash y la llamó ***L. heucheraefolium*** y el año pasado descubrimos otra especie en el sur de país. Las tres especies eran elevadas al nivel de un género distinto bajo el nombre ***Presliophytum*** (Urb. & Gilg) Weigend el año pasado. Difieren radicalmente del resto del género por sus ovarios con placentas tripartidas, semillas sin paredes anticlinales bien diferenciadas, escamas florales estructuralmente muy simples y blancas e inflorescencias muy complejas con caulescencia y recaulescencia. Las especies de ***Presliophytum*** son arbustos del desierto que florecen todo el año.

El último género de Loasáceas en el Perú es ***Nasa*** Weigend (= North Andean Loa**SA**). Este género contiene el mayor número de especies de todos los géneros de la familia, alrededor de 100 de los menos de 300 especies de Loasáceas. En este grupo aproximadamente la mitad de las especies son nuevas para la ciencia: gran número era ya descrita para Ecuador y Colombia (Weigend 1997) y en el Perú otra docena de especies nuevas que deben ser descritas en el futuro. Lo que ahora es el género ***Nasa*** siempre se consideró como representeantes del mismo coro del género ***Loasa*** (***Loasa*** sect. ***Loasa*** según Urban & Gilg 1900). Esta opinión se explica muy facilmente: los pocos miembros de lo que ahora es ***Nasa*** que se cultivan hace tiempo en Europa [por ejemplo ***Nasa (Loasa) triphylla, Nasa (Loasa) urens***] son superficialmente parecidos a los pocos miembros de ***Loasa s.str.*** que se cultivan hace tiempo en esta zona (e.g. ***Loasa tricolor, Loasa triloba***). Sin embargo, análisis mas de cerca muestra diferencias muy profundas: todas las especies de ***Nasa*** tienen un cariograma con n = 14 (no n = 12, 13 como ***Loasa***), las escamas florales nunca tienen un arco doble dorsal ni filamentos ensanchados pero en vez de esto tienen sacos dorsales y alas apicales y muchas veces un callo dorsal. Las semillas de ***Nasa*** no son profundamente reticuladas con paredes anticlinales fenestradas sino siempre tienen paredes anticlinales bajas y muy anchas con elaboraciones apicales. Lo más obvio en la planta viva, sin embargo, es la presencia de una sola bráctea por cada flor, mientras todos los otros géneros de Loasaceae tienen dos brácteas.

Los cuatro géneros de Loasáceas presentes en el Perú asi quedan muy fáciles de diferenciar. Los tres géneros ***Caiophora, Nasa*** y ***Loasa*** son comparativamente estrechamente relacionados y representan lo que en Weigend (1997b) se llamó "Higher Loaseae", es decir las Loasáceas mas altamente evolucionadas. Se caracterizan principalmente por flores de dos o tres colores, es decir normalmente con escamas florales que contrastan con los pétalos. Son los grupos más diversos y más ampliamente distribuídos de toda la familia. ***Presliophytum***,

en el otro lado, es el único representante peruano de un grupo llamado "Lower Loaseae", es decir Loasáceas comparativamente primitivas (otros son ***Huidobria*** de Chile, ***Chichicaste*** de Centroamerica, ***Kissenia*** de África). En este grupo encontramos algunos géneros muy pequeños (1 - 3 especies) con flores poco vistosas (verdosas, blancas, blanco-amarillentas). Todos estos géneros son endémicos a una región comparativamente pequeña. Las "Lower Loaseae" son un grupo informal y parafilético ya que contienen todos los géneros que de algúm modo retuvieron caracteres primitivos. En el otro lado las "Higher Loaseae" parecen un grupo monofilético, derivado de las "Lower Loaseae". Son el grupo más diverso ecológicamente, más exitoso de la familia.

Clave para los géneros de Loasales en el Perú

1 Pétalo ca. 5 mm, mas cortos que los sépalos; flores con 5 estambres, fruto con una sola semilla; planta trepadora anual con hojas palmatifidas con lóbulos de márgenes enteros..... ..... Gronoviáceas - ***Gronovia***

1* Pétalo 3 - 50 mm, siempre más largos que los sépalos; flores con 10 o más estambres, los frutos con por lo menos 3 semillas; planta nunca con hojas palmatifidas con lóbulos de márgenes enteros ..... Loasáceas - 2

2 Pétalos casi planos hasta un poco naviculares; flores siempre sin estaminodios pero con dos clases distintas de anteras (las de la periferia con filamentos mas largos ensanchados)..... Mentzelioídeas - ***Mentzelia***

2* Pétalos profundamente naviculares; flores siempre con estaminodios antisépalos, o en grupos de estaminodios libres o soldados en forma de escama floral ..... Loasoídeas - 3

3 Flores tetrámeras; pétalos con dos lamelas longitudinales o menos de 3 mm largos; nunca con pelos urticantes ..... Klaprothieas - 4

3* Flores penta- hasta octámeras; pétalos nunca con dos lamelas longitudinales y siempre más de 10 mm de largo, siempre con pelos urticantes ..... Loasoídeas - 5

4 Pétalos blancos; estaminodios libres; hojas nunca lobadas; raíces fibrosas, plantas herbáceas..... ***Klaprothia***

4* Pétalos verdes; estaminodios soldados en forma de escama floral; hojas lobadas; con tallo subterráneo grueso y leñoso; arbusto ..... ***Xylopodia***

5 Arbustos en lugares desérticos en la vertiente occidental de los Andes debajo de 2000 m; pétalos y escamas florales completamente blancas ..... ***Presliophytum***

5* Nunca arbustos en lugares desérticos debajo de 2000 m; pétalos o/y escamas florales rosados, anaranjados, amarillos o rojos, muy rara vez completamente blancas (y nunca arbustos) 6

6 Cada flor en la parte monocasial de las inflorescencias con una sola bráctea; escamas florales con sacos dorsales y/o a las apicales y/o callos dorsales ..... ***Nasa***

6* Cada flor en la parte monocasial de las inflorescencias con dos brácteas; escamas florales sin sacos dorsales pero con arco doble 7

7 Frutos globosos abriéndose con valvas apicales; solamente entre rocas en las Lomas por debajo de 1000 m ..... ***Loasa*** (***L. nitida***)

7* Frutos ovoides, claviformes o cilíndricos abriéndose con suturas longitudinales; solamente arriba de 2000 m ..... ***Caiophora***

Descripciones para los géneros de Loasoídeas

Xylopodia Weigend, Weigend 1997: 215. - Especie típica: ***Xylopodia klaprothioides*** Weigend

Arbusto caducifolio con tallos aéreos hasta 3.5 m altos, hasta 7 mm de diámetro, apoyantes, inicialmente cubiertos de tricomas gloquidiados, despues corteza exfoliada; tallos subterráneos gruesos, horizontales, hasta 4 cm en diámetro, con corteza fibrosa.

Hojas opuestas, peciolos 3 - 5 mm de largo; lámina poco rugosa o plana, ovada, subpalmada con 1 ó 2 lóbulos en ambos lados, margen lobulado y (bis-) serrado, base truncada ó subcuneada, ápice acuminado, cubierto de numerosos tricomas gloquidiados.

Inflorescencias terminales, dicasiales con dos brácteas un poco recaulescentes en cada flor; flores péndulas, tetrámeras, 20 mm en diámetro, pedicelos 5 mm largos, cáliz cubierto de tricomas glocidiados, tubo cónico 3 mm de largo y de ancho, lóbulos triangulares con ápice acuminado, 3 mm de largo y de ancho. Pétalos horizontales, profundamente naviculares, base angosta con dos dientes ca. 2 mm de la base, con dos lamelas longitudinales en la haz del pétalo, ápice agudo, pétalos 10 mm de largo y 3 mm de ancho, glabros en el interior, cubiertos de tricomas gloquidiados en el envés dorsal, verdes. Androceo de complejos estaminodiales y estambres fértiles. Complejos estaminodiales en posición antesépala, estaminodios interiores 4, libres, con pelos largos, blancos en la base, filiformes, 5 mm de largo; estaminodios exteriores 4-5-, completamente soldados en forma de escama floral, verde-amarillentas, cubierto de algunos pelos escabridos en la base en el envés. Estambres libres en fascículos antepétalos de 12 - 15, filamentos 6 - 8 mm de largo, filiformes, blancos, antheras ellipticas, 1 mm de largo, 0.6 mm de ancho, amarillentas ó verde-oliváceas. Estilo uno, filiforme, completamente cubierto de pelos blancos, estigmas 4, decurrentes; ovario ¾ inferior, unilocular, con cuatro placentas y numerosos óvulos. Cápsula erecta, semisuperior, globosa u ovoidea, con cuatro valvas apicales. Semillas numerosas, estrechamente ovoideas, marrones, con testa reticulada.

Fórmula cromosómica: 2n = 12

Xylopodia es un género monotípico, hasta ahora solamente conocido de dos lugares en las cercanías de Contumazá. La planta crece en vegetatión arbustiva en lugares comparativamente secos junto con ***Cylindropuntia*** especies. Morfológicamente ***Xylopodia*** es intermedia entre las dos tribus Klaprothieas y Loaseas. Sin embargo, el género comparte algunos caracteres claramente derivados de las Klaprothieas e.g. filotaxia estricamente opuesta y la presencia de lamelas longitudinales en el haz de los pétalos.

Klaprothia Kunth, Humb. Bonpl. & Kunth, Nov. gen. sp. 6: 96. 1823. - Especie típica: ***Klaprothia mentzelioides*** Kunth

Hierbas anuales o perennes, erguidas ó decumbentes, tallos hasta 5 mm en diámetro, cubiertos de tricomas gloquidiados 0.5 mm de largo. Hojas opuestas, peciolos 10-15 mm de largo; lamina plana o un poco rugosa, elíptica hasta ovada, base cuneada, ápice acuminado, márgenes serrados o mucronados, cubierto de tricomas gloquidiados. Inflorescencia terminal, dicasial con paracladios monocasiales, brácteas muy reducidas (0.5 - 0.7 mm de largo) y recaulescentes; flores tetrámeras, erectas con pedicelos 1-2 mm de largo; cáliz cubierto de tricomas gloquidiados, tubo cónico, 1 - 3 mm de largo y de ancho, lóbulos triangulares, 1 - 3 mm de largo y de ancho. Pétalos semierectos, profundamente naviculares, base angosta con dos dientes ca. 1 mm de la base, normalmente con dos lamelas longitudinales en haz interior del pétalo, ápice aguda, pétalos 1-10 mm de largo y 1- 6 mm de ancho; glabros en el interior, cubiertos de tricomas gloquidiados en el haz, blancos. Androceo de complejos estaminodiales y anteras fértiles; complejos estaminodiales en posición antesépala, 2-6 estaminodios libres, filiformes o un poco ensanchados en la base, ápice claviforme, amarillos, estambres fértiles en fascículos antepétalos, filamentos 2-5 mm de largo, blancos, anteras 0.7 mm de largo, 0.3 mm de ancho, amarillas. Estilo filiforme, cubierto de pelos blancos, estigmas 4, decurrentes; ovario inferior, unilocular, con cuatro placentas parietales. Fruto una cápsula inferior, pedicelo recurvado, 4-6 mm de largo, cápsula ovoidea o claviforme, recta o torcida, 3-8 mm de largo, 2-3 mm de ancho en el ápice, indehiscente o dehisciendo con cuatro valvas apicales y suturas longitudinales. Semillas 2-8, estrechamente ovoideas, marrones con testa reticulada. Fórmula cromosómica: 2n = 24, 48.

Klaprothia es un género de solamente dos especies herbáceas de lugares abiertos y húmedos. Las dos especies son ampliamente distribuidas: ***K. fasciculata*** se encuentra en Brazil, Boliva, Perú, Ecuador, Venezuela, Colombia y Centroamérica hasta Mexico y incluso ha sido colectado en las Islas Galápagos. ***K. mentzelioides*** de distribución restringida y llega desde el Norte de Perú hasta Panamá. Las dos especies son muy bien diferenciadas y hasta muy poco eran consideradas como dos géneros distintos (*K. fasciculata* antes era *Sclerothrix fasciculata,* Poston & Nowicke 1990).

Presliophytum (Urb. & Gilg) Weigend, Weigend 1997: 215.- Especie típica: ***Presliophytum incanum*** (Graham) Weigend (a *Loasa incana* Graham)

Arbusto perennifolio 60-180 cm de alto, tallo 3-10 mm en diámetro, cubierto de tricomas gloquidiados 2 mm de largo y pelos urticantes 1-1.5 mm de largo, corteza en tallos viejos glabrescente, blanca, exfoliada. Hojas en la base opuestas, alternas hacia arriba, peciolos 0-5-10 mm de largo, lámina romboidea u ovada, 15-30 mm de largo, 10-20 mm de ancho, lobada o lobulada, base cordada o truncada, márgenes serrados o mucronados, lóbulos triangulares, cubierto de tricomas escábridos 0.5-0.7 mm de largo en haz y con tricomas escabridos 0.2-0.5 mm de largo en el envés, poco setoso en ambos lados. Inflorescencia terminal muy compleja: un dicasio terminal muy asimétrico, una bráctea y la misma flor terminal re- resp. concaulescentes, con paracladios accesorios en las axilas de la bráctea y de la flor, con brácteas foliosas. Flor pentámera, erecta, pedicelos 10-15 mm de largo, cáliz con tubo cónico, ca. 3 mm de largo y de ancho, cubierto de pelos urticantes y gloquidiados, lóbulos 5,

ovados, acuminados, 7-10 mm de largo, 4-5 mm de ancho. Pétalos semi-erectos, profundamente naviculares, 7-22 mm de largo, 3-6 mm de ancho, base angosta con dos dientes ca. 2-5 mm de la base, ápice agudo, el haz casi glabro, el envés cubierto de algunos pelos urticantes y numerosos tricomas gloquidiados y escábridos. Androceo de complejos estaminodiales y anteras fértiles, complejos estaminodiales de dos estaminodios libres dentro de una escama floral de tres estaminodios soldados en una escama floral. Escama floral ovada o rectangular, 2-6 mm de largo, 1.5-4 mm de ancho, con tres filamentos dorsales 2-5 mm de largo, blanca. Estaminodios libres filiformes 3-11 mm de largo, ensanchados y muy pilosos en la parte basal, con un pequeño lóbulo en la mitad, blancos. Estambres en 5 fasciculos epipétalos de ca. 10, filamentos 4-13 mm de largo, blancos, anteras 0.75-1 mm de largo, 0.5 mm de ancho, amarillas. Estilo filiforme, cubierto de pelos blancos, ovario inferior, unilocular, con (4-) 5 placentas parietales y numerosos óvulos. Cápsula hemisférica, pedicelo erecto, 10-15 mm de largo, cápsula 13-18 mm de largo, 10-12 mm en diámetro, dehiscencia con 4-5 valvas apicales; semillas numerosas, elípticas, testa negra, reticulada. Fórmula cromosómica: 2n = 24, 48.

Presliophytum es endémico de Perú y contiene tres especies estrechamente relacionadas y endémicas de Perú. Se trata de arbustos de lugares muy secos creciendo entre piedras y en roca vive en la zona baja de la vertiente occidental de los Andes. El género ***Huidobira*** Gay y la especie ***Loasa sessiliflora*** Phil. de Chile son muy estrechamente relacionadas a ***Presliophytum***.

Nasa Weigend, Weigend 1997: 214. - Especie típica: ***Nasa rubrastra*** (Weigend) Weigend (a ***Loasa rubrastra*** Weigend)

Hierbas anuales o perennes, hierbas rizomatosas, sufrútices o arbustos, 5-250 cm de alto, tallos herbáceos o leñosos, erectos o decumbentes en la base, en algunos casos con un rizoma horizontal, grueso y tallos anuales, siempre con abundancia de raíces adventicias, en algunos casos raíz primaria efímera; tallos aéreos cubiertos de tricomas gloquidiados cortos y pelos urticantes 1-6 mm de largo, negros, blancos o rojos, en algunas especies cubierto de tricomas glandulosos o pelos largos uniseriados (> 10 mm), tallos frecuentemente decorados con estrias verdes o negras o con lenticelas. Hojas opuestas en la base, alternas hacia arriba, lámina entera o partida, peltada, palmada, reniforme, pinnatifida o bipinnada, 2-35 cm de largo, 1-35 cm de ancho, cubierta de tricomas o rara vez casi glabra. Base cordada, truncada o cuneada, márgenes denticulados, lobulados, serrados o casi enteros. Inflorescencias terminales, tirsoides o dicasios o monocasios, con una sola bráctea para cada flor en los paracladios, con 2-50 flores péndulas, flores pentámeras, pedicelos 5-50 mm de largo, cáliz con tubo globoso o cilíndrico, completamente cubierto de pelos urticantes, lóbulos ovados o triangulares o lineares, enteros. Pétalos recurvados, horizontales o campanulados, ovados hasta subcirculares, planos o profundamente naviculares, blancos, amarillos o rojos, glabros o cubiertos de pelos glandulosos y/o urticantes y/o gloquidiados en el envés. Androceo de complejos estaminodiales y anteras fértiles, complejos estaminodiales de dos estaminodios libres dentro de una escama floral de tres estaminodios soldados en una escama floral. Escama floral muy variable, rectangular u ovada, 5-20 mm de largo, 3-5 mm de ancho, generalmente con dos sacos dorsales y dos alas apicales, de vez en cuando con callos dorsales o

apéndices dorsales filiformes, verdes, blancos, amarillos, anaranjadas o rojos o combinaciones de hasta tres colores. Estaminodios vistos del lado en forma de la letra L, 8-30 mm de largo, frecuentemente con apéndice basal papiloso, blanco, amarillo, rosado. Estambres en 5 fascículos antepétalos de 6-20, filamentos filiformes. Estilo filiforme, cubierto de pelos blancos por lo menos en la base, con 3-5 estigmas decurrentes; ovario unilocular, con 3-5 placentas parietales, cápsula globosa hasta cilíndrica, normalmente cubierta de numerosos pelos urticantes, dehiscencia con 3-5 válvulas apicales y, rara vez, adicionalmente con una sutura longitudinal. Semillas ovoídeas o globosas, testa marrón o negra, reticulada. Fórmula cromosómica: 2n = 28.

Nasa es un género grande y morfológicamente muy diverso. La gran mayoria de las especies se encuentran en los Andes. En el Perú una sola especie, ***Nasa urens***, se encuentra en la vegetación de las lomas en la costa. ***Nasa*** contiene especies del bosque premontano caducifolio, bosque nublado, áreas arbustivas de valles interandinos, plantas de la puna y un número de especies de lugares intervenidos de alturas medianas. ***Nasa*** tiene amplia distribución geográfica desde México en el norte hasta Bolivia en el sur. Sin embargo la mayoría de las especies es estrechamente endémica y muchas especies se conocen solamente de una o dos colecciones de una sola provincia o un cerro. En lo que ahora es el género *Nasa* Urban & Gilg reconocieron un total de cuatro series, las ***Saccatae***, ***Carunculatae***, ***Grandiflorae*** y ***Alatae***. Estas series no son naturales y especialmente las *Saccatae* parecen altamente parafiléticas. Uno de los focos de los estudios en el futuro será la investigación de las relaciones infragenéricas.

Loasa Adans., Fam.pl. 2: 501. 1763. - Especie típica: ***Loasa acanthifolia*** Desr.

Hierbas anuales o perennes o sufrútices 3-180 cm de alto, rara vez sin tallos aéreos y con hojas en roseta basal., tallos 2-15 mm en diámetro, cubiertos de pelos urticantes y tricomas gloquidiados y escábridos, raices fibrosas o, rara vez, ensanchadas hasta napiformes. Hojas opuestas, peciolos 10-100 mm, lámina estrechamente ovada o elíptica o palmada, lobada o pinnatisecta hasta pinnada hasta bipinnatisecta, 30-200 mm de largo, 20-140 mm de ancho, base cordada, ápice acuminado, márgenes normalmente serrados o mucronados, hojas cubiertas detricomas urticantes y gloquidiados en ambos lados. Inflorescencia terminal, normalmente dicasial pero de vez en cuando un antocladio muy ramificado y trepando o reducida a una sola flor, cada flor con dos brácteas; brácteas frondosas, flores pentámeras, péndulas, pediceladas; pedicelos 10-25 mm de largo, cáliz con tubo cónico o globoso, 2-6 mm de largo, 2-6 mm de ancho, lóbulos ovados, con margen entero, 3-10 mm de largo, 5 mm de ancho. Pétalos recurvados u horizontales, profundamente naviculares, base angosta con dos dientes ca. 2-3 mm de la base, margen entero o mas frecuentemente serrado o sinuado, ápice cerrado, el envés del pétalo cubierto de pelos urticantes y escábridos. Androceo de complejos estaminodiales y anteras fértiles; complejos estaminodiales de dos estaminodios libres dentro de una escama floral de tres estaminodios soldados en una escama floral. Escama floral rectangular, 3-8 mm de largo, 2-4 mm de ancho, con márgenes y base incurvados, en el envés con dos arcos dorsales, normalmente con tres filamentos dorsales ensanchados (tipo bandera), rojos, amarillos o blancos o combinaciones de estos colores; estaminodios 3-7 mm

de largo, vista del lado en forma de la letra S, muy papiloso. Estambres en 5 fasciculos antepétalos de 10 a 22, filamentos 7-18 mm de largo, blancos, anteras 0.5-2 mm largas, 0,5-1 mm anchas, amarillas. Estilo filiforme, 3-4 mm, piloso, con 3-5 estigmas decurrentes; ovario inferior, unilocular, con 3-5 placentas parietales y numerosos óvulos. Cápsula hemisférica, globosa o claviforme, erecta o péndula, pedicelo 5-20 mm de largo, cápsulas 10-20 mm de largo y 7-15 mm de ancho, dehiscencia con 3-5 válvulas apicales. Semillas 2-numerosas, globosas o rectangulares, 1-10 mm en diámetro, normalmente con testa profundamente reticulada con paredes anticlinales fenestradas, rara vez irregulariamente verrucosa, marrones o negras.

Loasa es un género algo heterogéneo que contiene alrededor de 35 especies de regiones templadas de Patagonia y especies desérticas de la costa del Norte de Chile. En el Perú, sin embargo, encontramos una sola especie del género ***Loasa, L. nitida*** de la Serie ***Macrospermae.*** Esta especie llega desde Chile hasta el Norte del Perú y es muy especificamente una especie de las lomas.

Caiophora K.Presl, Reliq. Haenk. 2: 41. 1836. - Especie típica: ***Caiophora contorta*** (Desr.) K.Presl (a ***Loasa contorta*** Desr.)

Hierbas perennes trepadoras ó erectas 3-400 cm altas, rara vez sin tallo aéreo y con hojas en roseta basal, tallos 2-10 mm en diámetro, cubiertos de pelos urticantes y tricomas gloquidiados y escábridos; raíces fibrosas o ensanchadas hasta napiformes, de vez en cuando con rizomas verticales o con estolones subterráneos. Hojas opuestas, peciolos 10-20 mm, lámina estrechamente ovada o triangular, siempre pinnatisecta hasta pinnada, 30-130 mm de largo, 20-50 mm de ancho, base cordada, ápice acuminado, márgenes lobulados y lóbulos serrados o mucronados, hojas cubiertas de tricomas urticantes y gloquidiados en ambos lados.

Inflorescencia terminal, dicasial, o simétrica o muy asimétrica o reducida a una sola flor, cada flor con dos brácteas; brácteas frondosas, flores pentá- hasta octámeras, péndulas, pediceladas; pedicelos 10-50 mm de largo, cáliz con tubo cónico o globoso, 2-10 mm de largo, 2-6 mm de ancho, lóbulos ovados, con margen dentado o pinnatífido, 3-10 mm de largo, 5 mm de ancho. Pétalos horizontales o campanulados, profundamente naviculares, 20-50 mm de largo, 10-30 mm de ancho, base angosta con dos dientes ca. 2-3 mm de la base, margen entero o mas frecuentemente serrado o sinuado, ápice cerrado (hasta sacciforme), el envés del pétalo cubierto de muchos pelos urticantes y escábridos. Androceo de complejos estaminodiales y anteras fértiles; complejos estaminodiales de dos estaminodios libres dentro de una escama floral de tres estaminodios soldados. Escama floral rectángula, 3-8 mm de largo, 2-4 mm de ancho, con márgenes y base incurvados, en el envés con dos arcos dorsales (en algunos casos visibles solamente en los botones florales y reducidas en al flor madura), muchas veces con tres filamentos dorsales ensanchados (tipo bandera), rojos, amarillos o blancos o combinaciones de estos colores, pero frecuentemente blanco o amarillo pálido; estaminodios 3-7 mm de largo, vista del lado en forma de la letra S, muy papiloso, frecuentemente con apéndice dorsal muy papiloso. Estambres en 5 fascículos antepétalos de 10 á

22, filamentos 7-18 mm de largo, blancos, anteras 0.5-2 mm mm largas, 0,5-1 mm anchas, amarillas o marrones. Estilo filiforme, 3-20 mm, piloso, con 3-5 estigmas decurrentes; ovario inferior, unilocular, con 3-5 placentas parietales bifurcadas y numerosos ovulos. Cápsula hemisférica, globosa o claviforme, péndula, torcida, pedicelo 5-30 mm de largo, cápsulas 10-80 mm de largo y 7-25 mm de ancho, dehiscencia con 3-5 suturas longitudinales, ápice coherente. Semillas numerosos, rectangulares, 1 mm de largo, siempre con testa profundamente reticulada con paredes anticlinales fenestradas, marrones.

Caiophora es un género muy homogéneo con respecto a la cariología y también en algunos aspectos morfológicos. ***Caiophora*** es muy estrechamente relacionado con ***Loasa*** y probablemente representa una línea monofilética dentro de un género *Loasa* parafilético. ***Caiophora*** falta revisar: Es el género taxonómicamente más dificil de la subfamilia, con mucha variabilidad regional y numerosos instantes de hibridización espontánea incluso entre especies muy diferentes. ***Caiophora*** parece un género muy moderno y casi exclusivamente altoandino. En el Perú el género se encuentra generalmente arriba de los 2800 msnm, en Argentina algunos representantes bajan hasta los 800 msnm. ***Caiophora*** tiene alrededor de 50 especies, ca. 20 de las cuales se encuentran en el Perú.

Agradecimientos

Expreso mi gratitud a las autoridades del Herbarium Truxillense de la Universidad Nacional de Trujillo (HUT), Herbario de la Universidad Nacional de Cajamarca (CPUN) y el Institut für Systematische Botanik München (Alemania) por el apoyo en las actividades de campo, a la DFG por la ayuda prestada para financiar los estudios de campo y al Dr. Isidoro Sánchez Vega por la revisión crítica del manuscrito incial.

Literatura Citada

Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. - New York. Columbia University Press

Hempel, A.L., P.A. Reeves, R.G. Olmstead & R.K. Jansen. 1995. Implications of the *rbc*L sequence data for higher order relationships of the Loasaceae and the anomalous aquatic plant *Hydrostachys* (Hydrostachyaceae). - Plants Syst. Evol. 194: 25-37.

Poston, M.E. & J.W. Nowicke. 1990: A reevaluation of *Klaprothia* and *Sclerothrix* (Loasaceae, Klaprothieae). - Syst. Bot. 15/4: 671-677.

Weigend, M. 1997. *Nasa* and the conquest of South America. - München.

Tabla 3: *Caracteres diferenciales de los tres géneros Loasa, Nasa y Presliophytum (caracteres derivados en negrita)*

Carácter	*Loasa*	*Nasa*	*Presliophytum*	*Caiophora*
hábito	*hierba ó subarbusto*	*hierbas, subarbustos ó arbustos (ó con base decumbente ó caducifolios)*	*arbustos erectos, perennifolios*	*hierbas*
rizoma	———	**horizontal** *(algunas espp.)*	———	**vertical** *(algunas espp.)*
raices	**ensanchadas** *hasta* **napiformes** *(algunas espp.)*	fibrosas	*fibrosas*	**ensanchadas** *hasta* **napiformes** *(muchas espp.)*
filotaxía	**opuestas** *(pocas excepciones)*	*opuestas en la base, alternas arriba*	*opuestas en la base, alternas arriba*	**opuestas**
color de pétalos	*amarillo, blanco ó rojo*	*amarillo, blanco ó rojo*	*blanco*	*amarillo, blanco ó rojo*
escama floral - color	*amarillo y rojo*	amarillo y/o rojo y/o blanco	*blanco*	*amarillo y rojo ó verde ó blanco*
escama floral-superficie dorsal	*arco doble*	**dos sacos** *y/o* **callo dorsal**	*no diferenciado*	*arco doble*
escama floral-filamentos dorsales	*presentes, normalmente ensanchadas (tipo bandera)*	ausentes ó cortos y papilosos	*siempre presentes, largas filiformes*	*presentes, normalmente ensanchadas (tipo bandera)*
escama floral-ápice	*poco diferenciada*	**con dos alas laterales**	*no diferenciado*	*poco diferenciado*
placentas	*lameliformes*	lameliformes	**tripartidas**	*en* **forma de T**, *ápice estéril*
número de bráctes en cada flor	*2*	1	*2*	*2*
centro de diversidad	*Chile*	*Perú*	*Perú*	*Perú y Bolivia*
nº de especies / total	*ca. 35*	*Ca. 100*	*3*	*40-50*
nº de especies / Perú	*1*	*Ca. 50*	*3 (endémica)*	*ca. 20*

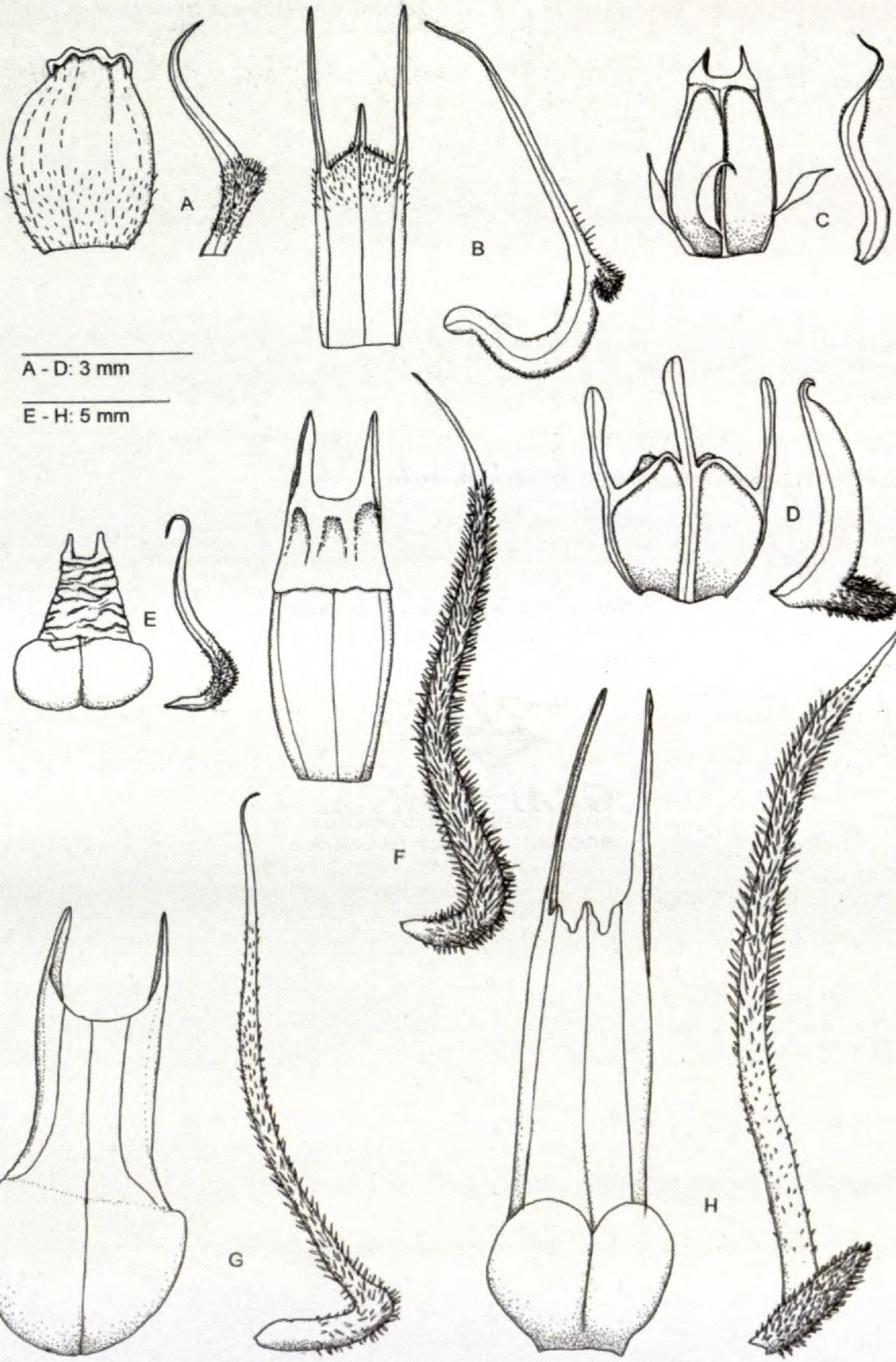


Fig. 1. Escamas florales y estaminodios libres: A. ***Xylopodia klaprothioides***, B. ***Presliophytum arequipense***, C. ***Loasa nitida***, D. ***Caiophora contorta***, E. ***Nasa picta***, F. ***Nasa macrothyrsa***, G. ***Nasa olmosiana***, H. ***Nasa weberbaueri***.

Arnaldoa 6(2) se terminó de imprimir
el día 18 de Setiembre del 2000 en los
talleres de:

GRAFICART S.R.Ltda.
EDITORIAL, PRODUCCION GRAFICA &PUBLICIDAD
JR. BOLIVAR 211 - OF. 303 - TELF. 260726
TRUJILLO

NORMAS EDITORIALES

Para publicar en la Revista Arnaldoa debemos de dejar en claro que la responsabilidad de las ideas emitidas corresponden a sus autores. Sólo se someterán a consideración del Comité Editor trabajos inéditos.

ARNALDOA es una revista del Museo de Historia Natural de la Universidad Privada Antenor Orrego, que publica artículos científicos originales sobre Botánica, Zoología, Ecología, Arqueología, Antropología y temas afines, producto de las investigaciones de la región neotropical con énfasis en el Perú.

El artículo deberá presentarse en original y copia en papel tamaño A-4, con letra Times New Roman 12 puntos, a espacio sencillo, con margen 2.5 cm en los cuatro lados, en páginas numeradas consecutivamente. El máximo se podrá extender hasta 20 páginas, incluyendo tablas y figuras; las excepciones quedarán a criterio del Comité Editor.

Deberá acompañar a los manuscritos una copia en procesador de textos Word para Windows en un disquete de 3.5".

Se sugiere que la estructura del artículo científico sea la siguiente:

a.- Título: escrito en altas y bajas, en negrita

b.- Autor (es): indicando nombres y apellidos en mayúsculas, debe incluir dirección y e-mail, todo ubicado a la derecha de la hoja.

c.- Resumen y Abstract: no debe exceder de 200 palabras, tratando de compactar la información a un solo párrafo.

d.- Texto: debe ser inobjetable con respecto a presentación y contenido. Los nombres de los autores citados deben ir en minúscula, los nombres científicos en itálica y negrita.

e.- Agradecimiento: opcional.

f.- Literatura citada:

. Apellidos e iniciales de los nombres de todos los autores.

. Año de publicación

. Título completo, edición, editorial, número de páginas (sí es libro), volumen seguido de número entre paréntesis y dos puntos, número de primera y última páginas y el año de publicación: Arnaldoa 6(1): 7-18. 1999 (sí es revista).

Las láminas deben ser originales, nítidas en tamaño A-4, los signos deben estar listos para su reproducción

Las fotografías nítidas en papel de alta calidad brillante para su reproducción, y no deben exceder en número de 6.

-en caso de enviar fotos escaneadas estas deben se digitalizadas a todo color (36 bits) con resolución de 300 dpi y serán guardadas en formato gráfico TIFF, JPG, para PC.

Todas las ilustraciones deben estar consecutivamente numeradas y con leyendas explicativas y sucintas.

Cada autor recibirá gratuitamente 50 separatas del artículo; en caso de autor y coautor cada uno recibirá 25 separatas

Arnaldoa

6(2)

13 Biogeography of Lysipomia (Campanulaceae), a high elevation endemic: an illustration of species richness at the Huancabamba Depression, Peru,

T. J. AYERS

29 Filogenia y evolución de las Poáceas

L. G. CLARK y J. SANCHEZ-KEN

45 The Araceae of Peru-distribution, species diversity and centers of endemism

T. B. CROAT

81 Biogeografía y evolución en el Clado Nolana (Nolaneae – Solanaceae)

M. TAGO-NAKAZAWA & M. O. DILLON

117 The relationships of peruvian Oxalis species to cultivated oca

E. EMSHWILLER

141 Las Angiospermas del departamento de Cajamarca, Perú

N. HENSOLD

185 Biogeography of ecuadorian grasses

S. LAEGAARD

197 Sinopsis de los géneros de Loasáceas y Gronoviáceas en el Perú con descripciones de los géneros de la subfamilia Loasoideas

M. WEIGEND